MBL/WHOI
0 0301 0030610 6

STUDIEN

ZUR

BLÄTTERTHEORIE

VON

DR. O. HERTWIG UND DR. R. HERTWIG,
PROFESSOREN AN DER UNIVERSITÄT JENA.

HEFT I.

DIE ACTINIEN

ANATOMISCH UND HISTOLOGISCH
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES NERVENMUSKELSYSTEMS
UNTERSUCHT.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
VORMALS FRIEDR. MAUKE.
1879.

593.5
H 44a

DIE

ACTINIEN

ANATOMISCH UND HISTOLOGISCH

MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG

DES NERVENMUSKELSYSTEMS

UNTERSUCHT

VON

Dr. OSCAR HERTWIG und Dr. RICHARD HERTWIG,
PROFESSOREN AN DER UNIVERSITÄT JENA.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

MIT 10 TAFELN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
VORMALS FRIEDR. MAUKE.
1879.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

Inhalt.

Seite

Einleitung 1

Specieller Theil 15

Erstes Kapitel.

Anatomie und Histologie von Sagartia parasitica, Adamsia diaphana, Anthea cereus und A. cinerea, Actinoloba dianthus und Tealia crassicornis. 18

I. Abschnitt.

Die Mundscheibe mit ihren Tentakeln 18

Das Ektoderm 19
Die Epithelschicht (Stützzellen, Sinneszellen, Nesselzellen, Flimmerbedeckung) 20
Die Nervenfaserschicht 25
Die Muskelschicht 32
Das Mesoderm 33
Das Entoderm 35
Epithelmuskelzellen, Nervenfasern } der Tentakeln 35
Tentakelporen 38
Entoderm der Mundscheibe 39
Die gelben Zellen im Körper der Actinien 39

II. Abschnitt.

Das Mauerblatt und die Fussscheibe 44

Das Ektoderm 44
Das Mesoderm 45
Das Entoderm 46
Der Rötteken'sche Ringmuskel 47
Die Randsäckchen. (Bourses marginales. Hollard) 49
Die Poren des Mauerblattes (Cinclides. Gosse) 54

28559

Seite

III. Abschnitt.

Das Schlundrohr 56

Die Form des Schlundrohrs 56
Das Ektoderm 58
Das Mesoderm 60
Das Entoderm 61

IV. Abschnitt.

Die Septen mit den Geschlechtsorganen, Mesenterialfilamenten und Acontien 61

Die Anordnung der Septen 61
Die Stomata der Septen 63
Die Stützlamelle 66
Die Epithelmuskelschichten 67
Anordnung der Muskelschichten 67
Bau der Muskelschichten 70
Epithelmuskelzellen 74
Nesselzellen, Drüsenzellen, Neuroepithelzellen 75
Nervenfasern und Ganglienzellen 75
Bedeutung des Muskelverlaufs für die Bestimmung des Stellungsgesetzes der Septen 78
Paarige Anordnung der Septen 78
Richtungssepten 80
Haupt- und Nebensepten 81
Entwicklungsprincip der Septen 85
a. der Nebensepten 85
b. der 12 Hauptsepten 85
Die Geschlechtsorgane 88
Bau der männlichen Geschlechtsorgane 91
Bau der weiblichen Geschlechtsorgane 92
Entwicklung der Geschlechtsorgane 95
Die Mesenterialfilamente 98
Die Acontien 104

Zweites Kapitel.

Anatomie und Histologie von Cerianthus, Edwardsia und Zoanthus 107

1. Die Cerianthiden 107

Die Mundscheibe mit ihren Tentakeln 108
Das Mauerblatt 111
Das Schlundrohr 113
Die Septen mit den Geschlechtsorganen und Mesenterialfilamenten 115
Nachtrag 122

2. Die Edwardsien 124

3. Die Zoanthinen 127

Seite

Allgemeiner Theil. 129

Erstes Kapitel.

Zur Systematik der Coelenteraten . . . 129

I. Ueber die systematischen Beziehungen der Actiniden, Cerianthiden, Zoanthinen, Edwardsien 130

1. Die Zoanthinen 130
2. Die Cerianthiden 130
3. Die Actiniden 132
4. Die Edwardsien 133

II. Ueber das Verhältniss der 4 Gruppen zu den übrigen Anthozoen 134

1. Die Eintheilung in Zoantharia malacodermata und sclerodermata . . . 134
2. Die Eintheilung der Anthozoen in Alcyonaria und Zoantharia 135
3. Das System der Anthozoen ist auf Bau und Anordnung der Septen zu gründen 137

III. Ueber die systematische Stellung der Anthozoen im Stamme der Coelenteraten 138

1. Die Geschlechtsorgane der Charybdeen 141
2. Die Geschlechtsorgane der Discophoren 145
3. Die Geschlechtsorgane der Calycozoen 154

Schlussfolgerungen für das System der Coelenteraten 166

Zweites Kapitel 174

I. Abschnitt.

Zusammenfassung der bei dem Studium der Actinien erhaltenen Befunde, welche für die Blättertheorie und für die Histogenese von Werth sind 174

1. Die Nesselzellen 176
2. Die Drüsenzellen 176
3. Das Nervenmuskelsystem 176

Die Physiologie des Nervenmuskelsystems 189

4. Die Stützsubstanzen 192
5. Die Geschlechtszellen 192

Seite

II. Abschnitt.

Bemerkungen zur Keimblättertheorie 192

1. Die Benennung der Keimblätter und der Körperschichten 192
Die Benennung der Keimblätter 197
Die Benennung der Körperschichten des fertigen Thieres 199
2. Die Homologie der Keimblätter und die Beziehung derselben zur Gewebebildung 203
Die Homologie der Keimblätter 204
Die Beziehung der Keimblätter zur Gewebebildung 206

Literaturverzeichniss 218

Tafelerklärung.

Einleitung.

Je tiefer wir in der Thierreihe herabsteigen, um so grössere Schwierigkeiten treten uns entgegen, wenn wir über die Existenz und die Verbreitungsweise des Nervensystems zu bestimmten Resultaten gelangen wollen. Während selbst bei den am einfachsten gebauten Würmern die Centralorgane in der Gestalt scharf umschriebener Ganglien und die peripheren Bahnen als besondere Nervenstränge angelegt sind, werden alle diese Theile schon bei den Echinodermen gegen die Umgebung undeutlich abgegrenzt, um schliesslich im Stamme der Zoophyten mit wenigen Ausnahmen den Charakter räumlich gesonderter Organe völlig zu verlieren. Hiermit kommen alle organologischen Merkmale in Wegfall, die sich auf die Gestalt, Anordnung und Verbindungsweise der einzelnen Organe des Nervensystems beziehen und die früher vorwiegend oder ausschliesslich berücksichtigt worden sind, und es bleibt uns für den Nachweis des Nervensystems allein die histologische Untersuchung übrig, welche auf die spezifischen Elemente desselben, die Nervenfasern und Ganglienzellen, zurückgeht.

Da nun beim Studium der wirbellosen Thiere eine genauere Beschäftigung mit den Elementartheilen der Gewebe lange Zeit nicht die gebührende Berücksichtigung gefunden hat, so erklärt sich die Unsicherheit, welche in Bezug auf das Vorkommen eines Nervensystems bei den Coelenteraten — und wir können wohl auch hinzufügen, den Echinodermen — bis in die Neuzeit geherrscht hat und bei einzelnen Klassen dieser Stämme noch immer herrscht.

Wenn wir von den Spongien absehen, welche wegen ihres trägen, unbeweglichen Aeusseren kaum noch den Eindruck thieri-

scher Organismen machen, so muss für alle Zoophyten die Existenz eines Nervensystems bei einer unbefangenen Betrachtung ihrer Lebenserscheinungen geradezu als ein physiologisches Postulat angesehen werden. Die Schnelligkeit, mit welcher diese Thiere auf äussere Reize antworten, und die hierbei sich offenbarende Gleichzeitigkeit in den Contractionen sämmtlicher Muskelfasern lassen sich mit der Annahme, dass eine Leitung von Zelle zu Zelle per contiguitatem Statt findet, wohl schwerlich vereinbaren, sondern sie setzen unbedingt die Anwesenheit continuirlicher Leitungsbahnen, ächter Nerven, voraus. Es kann sich daher hier bei jeder Untersuchung nur darum handeln, im Einzelnen zu bestimmen, in welcher Form das Nervensystem auftritt und welchen Grad der histologischen Differenzirung seine Elemente erreicht haben.

Für die Hydromedusen ist diese Aufgabe in der letzten Zeit durch eine Reihe Arbeiten gelöst worden, welche dadurch bedeutend an Zuverlässigkeit gewinnen, dass sie selbständig und von verschiedenen Gesichtspunkten aus unternommen zu übereinstimmenden Resultaten geführt haben. Nur die Hydroidenform verlangt hier eine erneute Prüfung, da die Angaben Kleinenberg's und v. Beneden's über die Neuromuskelzellen, welche allein und gleichzeitig das Nerven- und Muskelsystem repräsentiren sollen, nicht als erschöpfend gelten können. Ihnen zufolge würde ein Unterschied in der histologischen Differenzirung zwischen Meduse und Hydroidpolyp bestehen, wie er mit den nahen genetischen und morphologischen Beziehungen beider Entwicklungsformen unvereinbar ist. Auch sind die von Kleinenberg und v. Beneden verwendeten Hydren und Hydractinien wie die meisten Hydroiden vermöge ihrer Kleinheit zu ungünstige Objecte, als dass bei ihnen selbst bei einer mühevollen und sorgsamen Untersuchung sichere Resultate erwartet werden könnten. Auf befriedigende Ergebnisse werden hier nur diejenigen Forscher rechnen können, welche Gelegenheit haben, die grösseren Arten, die Myriothelen und Corymorphen, zu beobachten.

Von den beiden übrigen Classen der Zoophyten haben die Ctenophoren in der Neuzeit eine sehr verschiedenartige Beurtheilung erfahren. Während Eimer nervöse Theile in weitester Verbreitung glaubt nachgewiesen zu haben, stellt Chun streng genommen die Existenz eines Nervensystems in Abrede. Denn es ist durchaus unstatthaft, wenn er die Wimper- und Plättchenreihen als die einzigen Nerven der Ctenophoren deutet und die Fortleitung der Reize in ihnen in der Weise zu Stande kommen lässt, dass Wimper auf

Wimper, Plättchen auf Plättchen schlägt. Derartige Flimmerbahnen können unmöglich Nerven genannt werden, wenn man nicht den Begriff „Nerv“ völlig aufheben will. Ohne Nerven würde aber auch das Ganglion am aboralen Pole die Bedeutung eines mit einem Sinnesorgan verbundenen Centralapparats verlieren. Indessen wie einer von uns in einer demnächst erscheinenden Arbeit nachweisen wird, findet sich auch bei den Ctenophoren ein ächtes, peripheres Nervensystem in Form eines gangliösen Plexus vor.

Somit verbleiben uns nur noch die Anthozoen oder Polypen als Coelenteraten, bei denen die Beschaffenheit des Nervensystems noch völlig unaufgeklärt ist. Zwar hat es auch hier nicht an Anstrengungen gefehlt über diesen so bedeutungsvollen Punkt in der Anatomie zur Klarheit zu kommen. Schon am Anfang dieses Jahrhunderts beschrieb Spix als Ganglien in der Fussscheibe der Actinien kleine paarig angeordnete Knötchen, welche unter einander zusammenhängen und ausserdem je zwei Nervenästchen abgeben sollten. Doch wurden diese Angaben mit Recht von allen späteren Beobachtern namentlich von Milne Edwards auf das Bestimmteste zurückgewiesen. Ebenso wenig gelang es Blainville die in seinem Manuel d'Actinologie (p. 72) ausgesprochene Vermuthung, dass ein Ringnerv am Lippenwulste der Actinien verlaufe, zur Geltung zu bringen. Trotz dieser Misserfolge hielt die Mehrzahl der Forscher an der Ansicht fest, dass ein Nervensystem bei den Actinien angenommen werden müsse. Quatrefages wurde hierzu bestimmt durch die Erwägung, dass wo deutliche Muskelfasern vorhanden sind, auch die die Reize vermittelnden Nerven nicht fehlen möchten; für zwei andere Forscher, Gosse und Stoliczka, war die grosse Sensibilität maassgebend. Gosse vermuthet das Nervensystem im Umkreis des Mundes in Gestalt eines Ringes, welcher Fäden an die Tentakeln abgiebt und vielleicht an den beiden Enden der Mundspalte zu Ganglien anschwillt. Stoliczka dagegen hält eine Verbreitung der Nervenfasern durch den ganzen Körper für wahrscheinlich. In der Neuzeit glaubt denn auch Duncan bei der Actinia mesembryanthemum an zwei Stellen einen Nervenplexus aufgefunden zu haben: erstens unterhalb der von Schneider und Rötteken als Augen gedeuteten Bourses marginales und zweitens unter dem Epithel, welches von der entodermalen Seite aus das Fussblatt bedeckt. Ganz anders lauten die der Zeit nach um Weniges früheren Angaben von Kölliker, welche sich auf die Pennatuliden beziehen; an der Anheftungsstelle der Mesenterialfilamente und weiterhin an derjenigen der Septula beobachtete Köl-

liker einen besonderen longitudinalen Faserzug, den er weder dem Muskelgewebe noch der Bindesubstanz mit Bestimmtheit einzureihen vermochte. Es seien feine gerade Fasern, stellenweise mit kleinen zellenartigen Körpern gemengt, die er kein Bedenken tragen würde, für Nervenfasern zu erklären, wenn es ihm gelungen wäre, irgendwo von denselben abgehende Fasern wahrzunehmen.

Im Gegensatz zu den genannten Forschern hat es aber auch nicht an Stimmen gefehlt, welche die Existenz eines Nervensystems wiederum in Abrede stellten; so stimmen Dana und A. Agassiz darin überein, dass zwar Augen in Form von Pigmentflecken an der Basis der Tentakeln bei manchen Actinien vorkommen, dass diese aber mit keinem Nervenring wie bei den höheren Radiaten in Verbindung stehen. Ganz neuerdings endlich hat sich v. Heider, dem wir die genaueste zur Zeit existirende Anatomie einer Anthozoe, der Sagartia troglodytes, verdanken, gegen die Annahme eines besonderen Nervensystems ausgesprochen; er findet in seinen Beobachtungen „einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der jetzigen Anschauungen, wonach bei den Coelenteraten eine Differenzirung in Muskel und Nerv noch nicht Statt gefunden hat, sondern beide Elemente vereint als sogenannte Neuromuskelzellen vorkommen."

Bei diesem Widerspruch der Ansichten, welcher gerade in der Neuzeit wieder zu Tage getreten ist, hat Claus völlig Recht, wenn er den Stand der Frage dahin zusammenfasst, dass gewisse Erscheinungen — als solche hebt er hervor „das Vorkommen der Randpapillen bei Actinien", „die Fortleitung des lichterregenden Reizes an den Leuchtorganen der Pennatuliden" — das Vorhandensein eines Nervensystems nicht unwahrscheinlich machen, dass ein solches aber bisher nicht sicher nachgewiesen worden sei, indem den Deutungen der Autoren jegliche Sicherheit fehle.

Der Umstand, dass alle bisherigen Versuche, nervöse Elemente bei den Anthozoen zu entdecken, gescheitert waren, wurde für uns aus doppelten Gründen eine Veranlassung, diesen Punkt einer erneuten Prüfung zu unterwerfen. Einmal galt es, eine empfindliche Lücke in unseren Kenntnissen vom Bau dieser Thiere auszufüllen, zweitens schien uns — und dies war für uns von noch grösserer Wichtigkeit — der Misserfolg unserer Vorgänger darauf hinzudeuten, dass bei den Anthozoen eine besonders primitive Form des Nervensystems vorliegen müsse. Wir hofften, eine Entwicklungsstufe des Nervensystems nachweisen zu können, welche tiefer stehe als die von uns und Anderen bei den Medusen beobachtete.

Zur Untersuchung wählten wir die Actinien, welche als die

günstigsten Objecte der ganzen Anthozoengruppe auch von früheren Beobachtern mit Vorliebe berücksichtigt worden sind. Die Actinien sind ein leicht zu beschaffendes und leicht am Leben zu erhaltendes Material; sie besitzen eine ansehnlichere Körpergrösse als die meisten übrigen hierher gehörigen Arten; vor Allem aber sind sie ohne das Kalkskelet, welches bei der Mehrzahl der Octocorallien und allen Colonie bildenden Hexacorallien die histologische Untersuchung erschwert. In der That ist es uns auch gelungen, bei den Actinien ein Nervensystem aufzufinden, welches noch mit Sicherheit als solches erkannt werden kann, dabei aber von ausserordentlicher Einfachheit ist, so dass wir in den Erwartungen, welche wir beim Beginn der Arbeit hegten, nicht getäuscht worden sind.

Bei Thieren, welche so einfach gebaut sind, wie die Actinien, greifen alle Theile der Organisation so innig in einander, dass es kaum möglich ist, ein Organsystem zu behandeln, ohne nicht auch die übrigen zu berücksichtigen. Nerven und Muskeln sind im ganzen Körper verbreitet; einerseits stehen sie in engster Beziehung zu den Epithelien, welche die Körperoberfläche bedecken und die Binnenräume auskleiden, andererseits liegen sie den bindegewebigen, das Körpergerüst bildenden Stützlamellen auf und werden von denselben in ihrer Anordnung bestimmt. Um von der Topographie des Neuromuskelsystems ein klares Bild zu erhalten, mussten wir durch die Tentakeln, das Mauerblatt, die Fuss- und Mundscheibe, das Schlundrohr und die Septen Querschnitte legen. Da nun in letzteren die Geschlechtsorgane eingeschlossen sind, wurden wir auch mit deren Bau bekannt und so erweiterte sich nothwendigerweise die Arbeit zu einer Untersuchung des gesammten Actinienbaues. Dabei blieb jedoch die Frage nach der Beschaffenheit des Nervenmuskelsystems der wichtigste Punkt, auf den wir die meiste Mühe und Sorgfalt verwandt haben.

Die gewonnenen Ergebnisse verdanken wir hauptsächlich den von uns zur Anwendung gebrachten Untersuchungsmethoden, über die wir daher hier ausführlicher berichten wollen. Mit der Beobachtung im frischen Zustand kommt man beim Studium des Baues und der histologischen Zusammensetzung der Actinien nicht weit. Die Gewebe sind zu undurchsichtig und zu contractil, als dass man an ausgeschnittenen lebenden Stücken mehr erkennen könnte als die Art der Bewimperung, die Beschaffenheit und die Vertheilung der Drüsen und Nesselzellen u. s. w., Alles Verhält-

nisse von untergeordneter Bedeutung. Die wichtigen Punkte lassen sich dagegen nur durch eine methodische Behandlung mit Reagentien aufklären, bei welcher zweierlei Aufgaben gelöst werden müssen: es gilt 1. die Bestandtheile der Gewebe durch macerirende Mittel im isolirten Zustand darzustellen und 2. ihre Lagebeziehungen auf Querschnitten zu ermitteln.

Zur Isolation diente uns das Gemisch von Osmiumsäure und Essigsäure in Meerwasser, welches sich uns schon bei der Untersuchung des Nervensystems und der Sinnesorgane der Medusen bewährt hatte. Mit Hilfe desselben kann man nicht allein die Nerven und Muskeln, Ganglien- und Epithelzellen so weit von einander isoliren, dass sich die Gestalt der einzelnen Elemente genau bestimmen lässt, sondern man kann auch die Gewebe in der Form dünner Lamellen abtragen, an denen es möglich ist, die Anordnung der Theile neben einander zu studiren. Die Anwendung der Osmium-Essigsäure-Methode hat jedoch mit grösseren Schwierigkeiten zu kämpfen als bei den Medusen, weil die Reagentien bei den Actinien im Allgemeinen schwieriger eindringen. Zum Theil ist dies durch die grössere Dicke der Gewebsschichten selbst bedingt, zum Theil aber auch dadurch, dass die Thiere sich auf ihrer Oberfläche mit einer zähen Schleimschicht bedecken. Der hervorgehobene Uebelstand ist bei der Osmiumsäure doppelt störend, weil dieselbe an und für sich langsam in die Tiefe dringt, so wie sie aber einmal die Gewebe erreicht hat, selbst in sehr verdünnten Lösungen schon erhärtet. Es fällt daher schwer, die Mitte zwischen zu starker und zu schwacher Einwirkung einzuhalten; bei ersterer haften die Zellen zu fest an einander, bei letzterer ist ihr Erhaltungszustand ungenügend; in beiden Fällen ist der Effekt in so fern der gleiche, als alle feinen Fortsätze der Zellen, die Nerven der Sinnes- und Ganglienzellen, leicht abreissen. Im Allgemeinen empfiehlt es sich, die Osmiumsäure in stärkeren Lösungen und längere Zeit anzuwenden, wie bei den Medusen; wir legten Gewebsstücke oder ganze Thiere meist 5, in einigen Fällen sogar 10 Minuten in eine reichliche Menge des Osmium-Essigsäuregemischs (0,2 % Essigsäure und 0,04 % Osmiumsäure in Meerwasser) und wuschen darauf mit 0,2 % Essigsäure mehrere Stunden lang aus. Die macerirten Theile kann man gleich untersuchen und erst nach der Anfertigung der Präparate auf dem Objectträger färben, oder man kann vor dem Zerzupfen färben. Im ersteren Falle benutzten wir Picrocarmin, welches wegen seines Picrinsäuregehaltes die Nervenfäserchen deutlicher macht, im letz-

Museum of Comparative Zoölogy,

CAMBRIDGE, MASS.

teren Falle Beale'sches Carmin, weil dieses nicht erhärtend wirkt, sondern eher die Maceration begünstigt. Macerirte Gewebsstücke kann man lange Zeit conserviren, wenn man sie in ein mit der Hälfte Wasser verdünntes Glycerin legt und mit einigen Tropfen einer starken Carbolsäurelösung versetzt, um das Schimmeln und die Entwicklung von Bacterien zu verhüten.

Durch Zerzupfen werden die Elemente der Actinien wegen ihrer ganz ausserordentlichen Feinheit und Länge nur unvollkommen isolirt; man thut daher gut, die durch Zerzupfen erhaltenen kleineren Stücke durch vorsichtiges Zerklopfen noch weiter zu zerlegen. Um dabei zu verhindern, dass die Zellen nicht zerquetscht werden, schlugen wir folgendes Verfahren ein. So lange als die Gewebsstücke noch grösser sind, wird ein Haar unter das Deckglas gelegt und dasselbe erst ganz allmählig entfernt, wenn die Stücke in kleinere Zellenhaufen zersplittern. Ferner ist es nöthig, jeder Verschiebung des Deckgläschens dadurch vorzubeugen, dass man seine Ecken mit Wachs befestigt. Denn da die Zellen der Actinien lange dünne Fäden sind, so verschlingen sie sich zu unentwirrbaren Knäueln, wenn sie durch die Verlagerung des Deckgläschens hin und her gerollt werden. Am wirksamsten sind beim Zerklopfen kurze Schläge mit dem Stiel einer nicht zu schweren Staarnadel. Mittelst des geschilderten Verfahrens erhält man vollkommen isolirte Zellen, ferner Epithel-Zellen im Zusammenhang mit den unter ihnen gelegenen Muskeln und Nerven, endlich Zellen, die mit ihren peripheren Enden noch zu Gruppen vereint sind.

Ebenso wichtig, ja in manchen Punkten noch wichtiger als das Zerzupfen und Zerklopfen der macerirten Gewebe ist die Anfertigung der Flächenpräparate. Bei einer gelungenen Maceration kann man die Körperschichten eine nach der anderen abziehen, flächenhaft ausbreiten und für sich untersuchen. So löst sich leicht das Epithel und die Nervenschicht von der Muskelfaserlage und der Stützlamelle. Die Nervenschicht wiederum kann man als eine continuirliche Lamelle darstellen, wenn man die Epithelzellen mit einem feinen Pinsel entfernt; andererseits kann man die Muskelfasern von der Stützlamelle abpinseln. Alle Gewebslagen werden so successive einer getrennten Beobachtung zugänglich gemacht, so dass man den Zusammenhang ihrer Elemente bequem feststellen kann.

Zur Anfertigung von Querschnitten verwandten wir hauptsächlich Material, welches in Osmiumsäure erhärtet und mit Carmin gefärbt war. Die Osmiumsäure liessen wir in 0,5 % Lösung

1 Stunde auf die Gewebe einwirken, um sicher zu sein, dass die relativ dicken Gewebsschichten ordentlich durchgehärtet waren. Eine derartige lange Einwirkung erschwert freilich die Imbibition ausserordentlich, so dass die Färbung der Kerne bei Anwendung von Beale'schem Carmin, Picrocarmin und gewöhnlichem Carmin eine sehr matte blieb. Gute Resultate erhielten wir hierbei, als wir Gewebsstücke, welche einen Tag in Beale's Carmin gelegen hatten, in Picrocarmin übertrugen und hierin einen weitern Tag beliessen.

Ein Theil des Osmiumsäurematerials wurde ungefärbt in Chromsaures Kali, welches einer allzu starken Schwärzung entgegenwirkt, übertragen und von da nach längerem Auswaschen in Alkohol eingelegt. Zur Färbung derartiger Präparate reichten die gewöhnlichen Carminlösungen nicht mehr aus, dagegen ist dann das von Grenacher neuerdings empfohlene vortreffliche Alaun-carmin noch sehr gut zu verwenden. Dasselbe hat überhaupt vor den gewöhnlichen Färbungsflüssigkeiten sehr grosse Vorzüge. Es giebt eine sehr distincte Kernfärbung, während der Körper der Zellen und die Bindesubstanz nur wenig gefärbt werden; man kann ferner die Objecte lange in der Lösung liegen lassen, ohne dass eine Ueberfärbung zu befürchten wäre. Das letzte Moment ist namentlich desshalb von Wichtigkeit, weil dadurch ermöglicht wird, grössere Stücke von zertheilten Actinien oder ganze Thiere durchzufärben; nachdem wir einmal mit der Methode bekannt geworden waren, haben wir uns derselben ausschliesslich bedient, ohne dass wir je an ihr etwas auszusetzen gehabt hätten, und können wir sie anderen Forschern auf's Wärmste empfehlen.

Sehr intensive Färbungen grösserer Objecte erhält man auch mit Kleinenberg's Haematoxylinlösung, doch hat dieselbe einen grossen Nachtheil, dass die Präparate nicht in Wasser oder Glycerin gebracht werden dürfen, weil diese das Haematoxylin ausziehen. Dadurch werden Einbettungen in Gummiglycerin und Gummileim von der Untersuchung ausgeschlossen, ebenso kann man auch die fertigen Schnitte nicht in Glycerin aufbewahren. Wir sind desshalb von der Anwendung des Haematoxylins ganz zurückgekommen.

Um gute Schnittpräparate zu gewinnen, ist man jedoch keineswegs auf die Erhärtung mit Osmiumsäure angewiesen, für die meisten Fälle reicht sogar die gewöhnliche Conservirung in starkem Alkohol aus, da selbst feinere Structurverhältnisse wie die Nervenfaserschichten am Alkoholmaterial deutlich zu erkennen sind.

Zwar schrumpfen die Zellkörper mehr als in der Osmiumsäure, doch ist dies in mancher Beziehung wieder ein Vortheil, weil die Grenzen der einzelnen Zellen sowie die Grenzen der Nervenfaserschicht deutlicher werden. Bevor man die Actinien dauernd in Alkohol legt, kann man sie auch zuvor in der von Kleinenberg empfohlenen Weise in Picrinschwefelsäure bringen, doch haben wir keine besonderen Vortheile bei diesem Verfahren gehabt.

Will man feine Querschnitte zur histologischen Untersuchung oder Schnitte durch ganze Thiere zur allgemeinen Orientirung anfertigen, so ist es durchaus nöthig, die Objecte einzubetten. Heider's Angaben, dass die Actiniengewebe eine derartige Behandlung nicht vertragen, können wir nicht bestätigen. Gut gehärtete Theile lassen sich in Gummiglycerin zwischen Leberstücken einschliessen, ohne dass die Zellen auch nur im geringsten dadurch verändert würden. Die gewöhnlichen in der Wärme flüssigen, bei der Abkühlung erstarrenden Mittel, Paraffin und Terpenthin, Wachs und Oel, Wallrath und Ricinusöl sind weniger schonend, indem sie warm in die Gewebe eindringen und beim Erkalten auskrystallisirend dieselben auseinanderdrängen, so dass Lücken entstehen. Sie eignen sich daher mehr für die Anfertigung von Situspräparaten, als für die feinere histologische Untersuchung, bei welcher wir dem Gummiglycerin den Vorzug geben.

Bei der Anwendung der Reagentien, sowohl der erhärtenden, wie der macerirenden beruht die Schwierigkeit nicht allein in der richtigen Auswahl derselben, sondern auch in ihrer Applikation. Es giebt wohl wenige Thiere, die sich so schlecht mit Reagentien behandeln lassen, als gerade die Actinien. Schon auf einfache Berührung hin ziehen sie sich auf ein Drittel oder ein Viertel des Volumen zusammen, welches ihnen im ausgedehnten Zustand zukommt. Viele, wie die Sagartien stülpen ferner die Mundscheibe sammt den von ihr entspringenden Tentakeln vollkommen ein und schlagen darüber das Mauerblatt zusammen; in gleicher Weise wird die Fussscheibe nabelartig eingezogen. Die Contraction ist so energisch, dass alle Versuche künstlicher Dehnung eher zu einem Zerreissen des Gewebes führen. Dass die naturgemässe Lagerung der Organe hierbei verändert wird, dass die Wandungen und Septen stark verkürzt und vielfach gefaltet werden, ist leicht begreiflich. Für alle Querschnitte ist es aber durchaus nöthig, dass die Theile glatt ausgebreitet sind, weil es sonst unmöglich ist, eine bestimmte Schnittrichtung einzuhalten.

In Folge der starken Contraction erleiden die Zellen ferner eine Formveränderung. Die an und für sich schon langen Epithelzellen werden bei der Verkürzung des unter ihnen gelegenen Gewebes vollends zu ausserordentlich dünnen Fäden ausgezogen, die sich bei Isolationsversuchen unter einander verwirren. Zugleich werden die im normalen Zustand vorhandenen Formunterschiede in dem Maasse ausgeglichen, dass schon eine sehr genaue Prüfung nothwendig ist, um die einzelnen Zellenformen auseinanderzuhalten. Zu Alledem kommt noch, dass in das Innere einer geschrumpften Actinie die Reagentien gar nicht oder nur sehr langsam eindringen, weil die Stützlamellen und noch mehr die oberflächlichen Schleimschichten sehr schwer passirbar sind. Während die Oberfläche erhärtet, bleiben die tiefen Lagen weich und zerfallen, noch ehe Conservirung eintritt. Dies ist ganz besonders bei der Anwendung der Osmiumsäure der Fall und zwar selbst dann noch, wenn man das Reagens durch den Mund in den Binnenraum des Körpers einspritzt, weil alle Organe so fest gegen einander gepresst sind, dass zwischen ihnen keine Flüssigkeit circuliren kann.

Alle diese Uebelstände haben frühere Untersucher der Actinien ebenso wie wir empfunden und in den meisten Arbeiten begegnet man Klagen hierüber; ein Theil hat auch versucht, durch Narcotisiren der Thiere Abhilfe zu schaffen. Quatrefages und Gosse haben Opiumlösungen tropfenweise dem Wasser zugesetzt, um die Reizbarkeit der Thiere zu vermindern und um diese selbst im ausgestreckten Zustand abtödten zu können. Das gleiche Verfahren hat dann v. Heider eingeschlagen; derselbe hat ferner versucht durch langsames Zufliessenlassen von Lösungen von Chromsäure oder chromsaurem Kali die Actinien allmählig zu tödten, ohne jedoch auf die eine oder die andere Weise irgend welchen Erfolg zu erreichen.

Wir selbst haben ebenfalls uns lange Zeit vergeblich abgemüht, ein Mittel zu finden, welches die Actinien im ausgestreckten Zustand tödtet, ohne ihre Gewebe zu verändern, und haben uns dabei überzeugt, welche erstaunliche Lebenszähigkeit ihrem Körper innewohnt. Unter den ungünstigsten Existenzbedingungen halten die Thiere lange Zeit aus und sterben langsam und in einer Weise ab, dass Theile schon in Zersetzung begriffen sind, während andere Theile contractil bleiben. Dies gilt ganz besonders von der Sagartia parasitica, die wegen der relativ hohen Entwicklung ihres Nervensystems von uns am meisten zur Unter-

suchung verwandt worden ist. Wenn man eine starke Opium- oder Morphiumlösung in den Magen einer Sagartia einspritzt und ohne dass man das Wasser wechselt, die Dosis von Zeit zu Zeit wiederholt, so lebt das Thier Tage lang weiter, wobei es die wunderlichsten Formen annimmt. Bald wird der Magen als eine prall gefüllte Blase ausgestülpt, bald bilden sich ringförmige Contractionsfurchen aus, die den Körper sanduhrförmig einschnüren, bald zieht sich der ganze Körper mit Ausnahme der schirmartig ausgebreiteten Mundscheibe krampfhaft zusammen und nimmt eine pilzhutförmige Gestalt an. Aehnliche Zeichen des Missbehagens, mit denen eine Herabsetzung der Reizbarkeit Hand in Hand geht, werden durch Curare und Cyankalium hervorgerufen, ohne dass jedoch durch alle diese Gifte der Tod der Actinie herbeigeführt würde. Wenn der Beobachter auf die Somnolenz des Thieres bauend dasselbe mit Reagentien behandeln will, so contrahiren sich die Muskeln, wenn auch schwächer, so doch kräftig genug, um das Thier stark schrumpfen zu machen. Am auffälligsten ist die geringe Einwirkung des Cyankalium, dessen Lösung wir sogar einige Male, um Blausäure frei zu machen, mit wenigen Tropfen einer dünnen Essigsäure versetzten.

Unter allen von uns versuchten Stoffen machte nur das Chloroform eine Ausnahme. Wir wandten dasselbe in der Weise an, wie es Herr Dr. Eisig zum Chloroformiren der Anneliden benutzt. Ein das Object enthaltendes Glas und ein Schälchen mit einigen Tropfen Chloroform wurden unter eine Glasglocke gebracht, die nach Art der feuchten Kammern zum besseren Abschluss der Luft auf einen Teller mit Wasser gesetzt wurde. Chloroform wirkt zuerst als Reiz und veranlasst das Thier leicht zu Contractionen; man muss daher sehr vorsichtig verfahren, mit kleinen Dosen anfangen und erst allmählig dieselben steigern. Es dauert dann 1—2 Tage, ehe das Thier völlig bewegungslos und zur Reagentienbehandlung brauchbar geworden ist. Leider missglückt die Methode selbst bei der grössten Vorsicht in vielen Fällen; häufig kommt es vor, dass die Thiere sich noch in letzter Stunde kurz vor der völligen Betäubung contrahiren und dann in diesem Zustand verharren. Daher ist es von Wichtigkeit, die zu chloroformirenden Objecte einer Behandlung zu unterwerfen, welche dem genannten Uebelstand im Wesentlichen abhilft. Der in der Conservirung der Seethiere unermüdliche Diener der Station zu Neapel, Salvatore, kam auf den Gedanken, die Sagartien in gleicher Weise Tabaksdämpfen auszusetzen, wie wir es mit Chloroform versuch-

ten. Tabaksdämpfe wurden mittelst eines Röhrchens unter die Glasglocke geleitet, welche über das Glas mit den Actinien gestülpt war. Der Erfolg war ein überraschend günstiger; die Thiere blähten sich ganz ausserordentlich auf, mehr als im gewöhnlichen Zustand, und wurden nicht selten zu prall gefüllten Blasen, deren gedehnte und straff gespannte Wandungen so dünn wurden, dass das Innere durchschimmerte. Dabei wurden sie etwas betäubt, wenn auch nicht stark genug, um schon in diesem Zustand der Reagentienbehandlung zugängig zu sein. Actinien, welche durch Tabaksdämpfe zur völligen Entfaltung gebracht waren, lassen sich vortrefflich im ausgedehnten Zustand chloroformiren, da sie gegen den Reiz des Chloroforms unempfindlich geworden sind. Wir setzten die Narkose so lange fort, bis sie völlig gelähmt mit sich umgehen liessen, als wären sie todt, auf äussere Reize nicht mehr antworteten und selbst die sonst so empfindlichen Tentakeln nicht verkürzten, wenn man ihre Spitze mit einer Pincette quetschte. Ist dieses Stadium eingetreten, dann kann man selbst stark verdünnte Reagentien, wie die macerirenden Osmiumlösungen anwenden, ohne dass die Gestalt der Thiere eine sehr erhebliche Veränderung erführe. Gewöhnlich tritt eine Contraction erst dann ein, wenn man das Reagens in die Körperhöhlen spritzt und so mit der bei den Actinien sehr stark entwickelten entodermalen Muskulatur in Berührung bringt, doch fällt auch diese Contraction nicht sehr ergiebig aus.

Eine Gefahr ist bei dem geschilderten Verfahren darin gegeben, dass die Actinien bei zu langer Chloroformnarkose sterben; da nun die Gewebe, wie schon Quatrefages hervorgehoben hat, sehr rasch nach dem Tode zerfallen, so kann es sich leicht ereignen, dass man Präparate erhält, die schon vor der Conservirung gelitten hatten und keine natürlichen Bilder mehr geben. Davor kann man sich jedoch leicht schützen, wenn man vor der Reagentienbehandlung nachsieht, ob die Epithelien noch flimmern; zu dieser Prüfung eignen sich am besten die Tentakeln, weil hier der Zerfall und die Ablösung der Epithelzellen sehr frühzeitig beginnt.

Beim Zusatz von Reagentien muss noch ein weiterer Punkt berücksichtigt werden. Wie schon erwähnt wurde, dringen alle Reagentien nur wenig und langsam in die Tiefe des Actinienkörpers. Selbst bei den dünnwandigen Antheen und den kleinen Adamsien ist das Entoderm schlecht erhalten, wenn man ganze Thiere unverletzt einlegt. Dies gilt nicht allein von der Behand-

lung mit Osmiumsäure, sondern auch von der Behandlung mit Picrinschwefelsäure, einem Reagens, das sonst leichter die tiefer gelegenen Schichten conservirt. Das Aufschneiden des Thieres genügt nicht, um diesem Uebelstand abzuhelfen, denn auch dann noch kleben die Septen, die Geschlechtsorgane, die Mesenterialfilamente und Acontien zu einer dichten Masse zusammen. Gleichwohl ist es möglich, ein Thier im Ganzen zu histologischen Untersuchungen gut zu conserviren und man ist nicht gezwungen, in der Weise, wie es v. Heider gethan hat, mühsam erst einzelne Theile herauszuschneiden und einzeln einzulegen. Man muss nur das Reagens unter kräftigem Druck, sei es durch den Mund, sei es durch eine im Fuss angebrachte Oeffnung mittelst einer Spritze in's Innere injiciren. Nachdem wir dies mehrmals wiederholt, zerschnitten wir die grösseren Actinien noch der Länge oder der Quere nach und spritzten das Reagens in die Interseptalräume ein, wobei durch den Flüssigkeitsstrahl die inneren Organe auseinander gebreitet wurden.

Die Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit wurden während der Osterferien 1879, die wir am Mittelmeer verlebten, ausgeführt; sie wurden in Messina während des März und der ersten Hälfte des April begonnen und in Neapel bis in die ersten Wochen des Mai fortgesetzt. In Messina waren wir durch anderweitige Arbeiten so sehr in Anspruch genommen, dass wir nur Material einlegen und einige orientirende Beobachtungen sammeln konnten; dagegen haben wir in Neapel unsere Zeit fast ausschliesslich dem Studium der Actinien gewidmet. Hierbei war es uns von grossem Vortheil, dass wir Gelegenheit hatten, in der vortrefflich eingerichteten Stazione zoologica zu arbeiten, in welcher dem Beobachter nicht allein ein reichliches, sonst nur mühsam oder gar nicht zu beschaffendes Material geboten wird, sondern auch ein reichlicher Apparat von Gläsern und anderweitigen Utensilien zu Gebote steht, wie ihn der einzelne Forscher am Meer sich nicht beschaffen kann und den er häufig lebhaft vermissen muss. Wir ergreifen daher die Gelegenheit, dem Leiter der Station, Herrn Professor A. Dohrn und den Herren Dr. H. Eisig und Dr. P. Mayer für ihr freundliches Entgegenkommen unseren besten Dank zu sagen.

Während unseres Aufenthalts am Meere haben wir unsere Untersuchungen auf einige wenige Arten beschränkt, da es uns mehr auf die genaue Kenntniss eines einzelnen Thieres ankam und die Kürze der Zeit es uns verbot, unsere Beobachtungen auf viele

Objekte auszudehnen. In Messina haben wir vorwiegend eine kleine Actinie, die auf den Algen in der Nähe des Lazzaretto sehr häufig ist und durch ihre Trägheit sich auszeichnet, berücksichtigt. Dieselbe ist identisch mit Contarini's Anemonia cinerea, steht der Anthea cereus sehr nahe, von welcher sie sich durch ihre geringere Körpergrösse unterscheidet, und soll im Folgenden daher den Namen Anthea cinerea führen. Ebenfalls sehr häufig findet sich in der Nähe des Lazzaretto im Sande vergraben ein Cerianthus, der mit der von Rapp als Tubularia solitaria beschriebenen Art identisch ist und als von dem gewöhnlichen C. membranaceus spezifisch verschieden angesehen werden muss. Er war in den verschiedensten Grössen zu erhalten von kleinen nur 1 Ctm. messenden Thieren bis zu ansehnlichen Individuen von 6—10 Ctm. Länge.

In Neapel bildete das Hauptobject für unsere Untersuchungen die schöne Sagartia parasitica und neben ihr die Anthea cereus und eine an den Pfählen des Hafens häufige Adamsia, die von Rapp und Contarini als Actinia diaphana in leicht kenntlicher Weise beschrieben und von Milne Edwards zur Gattung Adamsia herüber gezogen worden ist. Endlich haben wir in Neapel auch den Cerianthus membranaceus in grossen Exemplaren zur Verfügung gehabt.

Aus Italien zurückgekehrt setzten wir in Jena die am Meere begonnenen Untersuchungen nicht allein an einem reichlich conservirten Material und einigen lebend mitgenommenen Thieren fort, sondern dehnten dieselben auch auf eine Anzahl anderer Arten aus, für deren freundliche Ueberlassung wir dem Herrn Professor Haeckel und Herrn Rötteken zu Dank verbunden sind. Durch Herrn Rötteken erhielten wir gut erhaltene, in Spiritus erhärtete Exemplare der durch die Anwesenheit eines Ringmuskels und der äusseren Septalstomata ausgezeichneten Tealia crassicornis und Actinoloba dianthus; durch Herrn Prof. Haeckel wurden uns zwei Exemplare der interessanten und in ihrem Bau von den anderen Actinien abweichenden Gattung Edwardsia zur Verfügung gestellt.

Specieller Theil.

Der Körper der Actinien stellt einen Hohlcylinder dar, dessen Längen- und Breitendurchmesser bei den einzelnen Arten und je nach dem verschiedenen Contractionszustand der Muskulatur sehr erheblichen Schwankungen unterworfen ist. So überwiegt der Breitendurchmesser bei der von uns untersuchten Anthea, die scheibenförmig ist, während Sagartia, Adamsia, Cerianthus und überhaupt die meisten Actinien mehr in die Länge entwickelt und im ausgedehnten Zustand 3—10fach so lang als breit sind. Bei diesen äussert denn auch die Muskelcontraction am meisten ihren Einfluss auf die Form des Körpers, der sich bei manchen Arten gewiss um das Zwei- bis Vierfache verkürzen kann. An der Körperwand fast aller Actinien unterscheidet man zweckmässiger Weise drei Bezirke, welche den 3 Flächen des Cylinders entsprechen, und man bezeichnet von diesen die seitliche Wand des Hohlcylinders als Mauerblatt, die beiden anderen als Fuss- und Mundscheibe. Eine Fussscheibe ist nur bei denjenigen Arten gut ausgeprägt, die sich auf irgend einer Unterlage, sei es auf Steinen oder Muschelschalen, auf andern Thieren oder auf Pflanzen anheften; alsdann ist sie durch einen scharfen Rand vom Mauerblatt abgegrenzt; bei denjenigen Actinien dagegen, die entweder pelagisch auf der Meeresoberfläche flottiren oder im Sande vergraben in selbstgebauten Röhren leben, kann man nicht mehr von einer besondern Fussscheibe sprechen, da gewöhnlich das hintere Leibesende sich verdünnt und abgerundet aufhört.

Eine besondere Mundscheibe ist bei allen Actinien vorhanden, sie ist zugleich der am meisten differenzirte und morphologisch wichtigste Theil der Körperwandung; sie trägt an ihrem äussern Rand am Uebergang in das Mauerblatt hohle Tentakeln, die gewöhnlich in grosser Anzahl einer dicht neben dem andern entspringen und entweder in einem, oder in zwei, drei und mehr alternirenden Kreisen angeordnet sind.

In der Mitte der Scheibe liegt die Mundöffnung, welche von wulstigen Rändern, den Lippen, umgeben wird; sie ist in geschlossenem Zustande in einer Richtung besonders verlängert und erscheint daher als Spalt, dessen beide Ecken als Mundwinkel bezeichnet werden. Eine Ebene, die durch letztere senkrecht zur Mundscheibe hindurchgelegt wird, theilt die Actinie in zwei Hälften, welche, wie sich dies in einer Anzahl innerer Einrichtungen ausspricht, deutlich symmetrisch gebaut sind. Dadurch erhält der Verlauf der Mundspalte, ein an sich geringfügiges Merkmal, eine besondere Bedeutung. Denn es kommt in ihm ein für die Architectur des ganzen Körpers nicht unwichtiges Verhältniss schon äusserlich zum Ausdruck.

Von den Mundrändern hängt tief in das Innere des Körpers das weite Schlundrohr hinab, welches in einiger Entfernung von der Fussscheibe mit freiem Rande endet. Es fungirt als Magen, da in seinem Innern die von den Tentakeln ergriffenen und nach dem Munde beförderten Thiere, kleine Mollusken und Crustaceen, längere Zeit verweilen und dem Verdauungsprocess unterworfen werden.

Von da gelangt die Nahrung in den coelenterischen Raum, der theils unterhalb des Schlundrohrs gelegen ist, theils dasselbe umgibt und von dem Mauerblatt trennt. Der Hohlraum dehnt sich nach oben bis unter die Mundscheibe aus und setzt sich daselbst mit der Höhlung eines jeden Tentakels in Verbindung.

Eine noch complicirtere Beschaffenheit gewinnt der coelenterische Raum dadurch, dass sich in ihn hinein Scheidewände gebildet haben, die aussen von dem Mauerblatt, oben und unten von Mund- und Fussscheibe ihren Ursprung nehmen. Die Scheidewände oder Septen setzen sich bei manchen Arten insgesammt mit ihrem inneren Rand an's Schlundrohr an und tragen so zu der besseren Befestigung desselben bei; bei anderen Arten erreichen sie nur zum Theil dasselbe, zum Theil besitzen sie einen freien vielfach eingefalteten Rand, der sich von der Fuss- bis zur Mundscheibe erstreckt. Die Septen sind, wenn man von Cerianthus absieht, die Träger einer starken Muskulatur, durch welche namentlich eine bedeutende Verkürzung des Körpers bedingt werden kann; ausserdem sind an ihnen noch 3 besondere Organe zur Entwicklung gekommen, 1) die Geschlechtsorgane, 2) die Mesenterialfilamente und 3) die Acontien. Die Geschlechtsorgane liegen in einiger Entfernung vom freien Septenrande und bilden longitudinale krausenartig gefaltete Bänder. Die Mesen-

terialfilamente sind eigenthümliche Umbildungen des Septenrandes selbst und haben 2 verschiedene Functionen übernommen; theils liefern sie zur Verdauung ein drüsiges Secret, theils tragen sie vermöge zahlreicher Flimmern, von welchen sie streckenweise bedeckt werden, vorzugsweise zur Circulation des Nahrungssaftes im Innern des Körpers bei. Die Acontien endlich sind lange Fäden, die den Sagartien und Adamsien eigenthümlich sind und von dem Septenrand entspringen. Sie hängen zusammengeknäuelt in die Körperhöhle hinein und können aus dieser, wenn die Actinie beunruhigt wird, durch besondere Oeffnungen im Mauerblatt, die Cinclides, nach Aussen hervorgeschnellt und dann langsam wieder in das Innere zurückgezogen werden. Sie sind mit zahlreichen Nesselzellen bedeckt und spielen daher die Rolle von Vertheidigungswaffen.

Schon aus unserer kurzen anatomischen Characteristik geht so viel hervor, dass die Actinien äusserlich sehr einfach und sehr gleichförmig beschaffen sind, dass dagegen in ihrem Innern, also entodermal, eine reichere Entwicklung von Organen eine grössere, Differenzirung Platz gegriffen hat. Hierauf beruht die Schwierigkeit, welche eine natürliche Systematik der Actinien zur Zeit noch bereitet. Denn heben wir es gleich hervor: das Körperinnere der Actinien ist bis jetzt noch sehr unvollständig anatomisch untersucht worden. Nur von sehr wenigen Arten besitzen wir einigermaassen detaillirte Angaben über die Zahl der Septen, ihre Verbindung mit dem Schlundrohr, über die Anordnung der Musculatur an ihnen; das sind aber gerade Punkte, welche bei der systematischen Eintheilung in erster Linie berücksichtigt werden sollten. Anstatt dessen hat man gewöhnlich äussere Merkmale von untergeordnetem Werthe selbst zur Eintheilung in Familien und Gattungen benutzt, wie man beim ersten Blick in die Monographieen von Milne Edwards (32) und Gosse (18) erkennen wird. Damals freilich war ein besseres System auf besserer Grundlage nicht gut möglich; denn die Anatomie des Körperinnern stösst bei den Actinien auf nicht unerhebliche Schwierigkeiten und ist vollständig erst dann zu bewältigen, wenn man Querschnitte durch die inneren Theile anfertigt. Aber jetzt wäre es wohl wieder an der Zeit, dass die anatomisch noch sehr wenig bekannte Ordnung der Fleischpolypen mehr in das Bereich der Untersuchung hineingezogen und mit den neuen technischen Hülfsmitteln bearbeitet würde.

Wir selbst haben zwar die Vertreter zahlreicher Familien ge-

nauer als es früher geschehen ist, zergliedert; zur Vornahme einer gründlichen Revision der Systematik ist aber unser Material noch viel zu gering und werden wir uns daher nur darauf beschränken auf diejenigen anatomischen Charactere aufmerksam zu machen, die in erster Linie bei einer Systematik berücksichtigt zu werden verdienen.

Bei der Darstellung unseres Beobachtungsmateriales müssen wir gleichwohl eine gewisse Eintheilung der von uns untersuchten Arten vornehmen und werden wir dieselben in 2 Kapiteln besprechen. Das erste Kapitel handelt über Sagartia parasitica, Adamsia diaphana, Anthea cereus und Anthea cinerea, Actinoloba dianthus und Tealia crassicornis, welche in den Grundzügen ihrer Organisation unter einander übereinstimmen. Es enthält den umfangreichsten und wichtigsten Theil unserer Beobachtungen. In dem zweiten Kapitel werden wir die Edwardsien und Cerianthen besprechen, welche von dem Gros der Actinien in wesentlichen Punkten abweichen und durchweg als die einfacher organisirten erscheinen. In jedem Kapitel beginnen wir mit der Anatomie und Histologie der Mundscheibe und der Tentakeln, gehen dann auf das Mauerblatt und die Fussscheibe über, schildern in einem dritten Abschnitt den Bau des Magenrohrs und in einem vierten und letzten Abschnitt die Septen mit ihren Mesenterialfilamenten und Geschlechtsorganen.

Erstes Kapitel.

Anatomie und Histologie von Sagartia parasitica, Adamsia diaphana, Anthea cereus und Anthea cinerea, Actinoloba dianthus und Tealia crassicornis.

I. Abschnitt.

Die Mundscheibe mit den Tentakeln.

Ueber den feineren Bau der Mundscheibe und der Tentakeln, welche wegen der Aehnlichkeit ihrer Structurverhältnisse gemeinsam besprochen werden sollen, orientirt man sich am raschesten an Querschnitten, die uns daher zum Ausgangspunkt und zur Grundlage unserer Schilderung dienen mögen. An jedem Schnitt (Taf. III, Fig. 5) sind auf den ersten Blick sofort 3 Hauptschichten zu erkennen: eine äussere und eine innere epitheliale Schicht, das

Ektoderm (ek) und das Entoderm (en) und zwischen beiden eine dritte Schicht, das Stützblatt (s), welches an der Mundscheibe mächtiger als an den Tentakeln entwickelt ist, und aus einer durchscheinenden faserigen Grundsubstanz mit eingestreuten Zellen besteht. So leicht diese Erkenntniss zu gewinnen ist, gehört sie doch erst der neueren Zeit an, in der man sich allgemeiner der Methode der Querschnitte bei der Untersuchung der thierischen Organismen bedient. Noch bis zum Jahre 1860 hatte man durchaus irrthümliche Vorstellungen vom histologischen Aufbau der Actinien selbst in seinen einfachsten Verhältnissen. Man vergleiche nur zwei der ältern Hauptwerke der Actinienliteratur: Hollard's Monographie anatomique du genre Actinia (22) und Gosse's Monographie der britischen Actinien (18) aus den Jahren 1851 und 1860. Beide Forscher zerlegen die Körperwandung auf Grund von Flächenansichten und von Zerzupfungspräparaten in 2 Hauptlagen, in die Haut- und in die Muskelschicht, welche durch Maceration von einander abgelöst werden können. Unter der Muskelschicht verstehen sie unsere Stützlamelle mit der sie bedeckenden Musculatur und nehmen sie in derselben zwei sich kreuzende Lagen von Ring- und Längsmuskelfibrillen an. Die Haut ist nach Hollard vierschichtig, nach Gosse dreischichtig. Beide beschreiben zu äusserst ein polygonales Flimmerepithel; unter demselben lässt Hollard le corps pigmental, une couche de capsules-cylindracées und un fond d'éléments granulo-cellulaires folgen. Gosse dagegen spricht von einer unter dem Flimmerepithel gelegenen wahren Haut, die zahlreiche Nesselzellen eingeschlossen hält und durch einen granulären Character sich auszeichnet, und zwischen dieser und der Musculatur zählt er noch eine besondere, die Färbung der Actinien bedingende Pigmentschicht auf. Ein besseres Verständniss der Histologie der Actinien bahnte Kölliker (25) in seinen Icones histologicae durch den Nachweis an, dass sich zwischen beiden Epithellagen ein faseriges Bindegewebe findet. Seitdem unterscheiden alle neueren Autoren (Schneider und Rötteken (38), v. Heider (21)) am Körper der Actinien 3 Hauptschichten, deren jede für sich nun weiter untersucht werden soll.

1. Das Ektoderm.

Bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen kann das Ektoderm der Mundscheibe und der Tentakeln selbst wieder in drei weitere Schichten zerlegt werden. Die äussere ist die weitaus ansehnlichste und setzt sich aus ausserordentlich langen und feinen fast fadenför-

migen Epithelzellen zusammen. Zwischen den basalen Enden derselben liegt ein verhältnissmässig dünnes Stratum einer besonderen eigenthümlichen Substanz (n), die bei Anwendung der meisten Erhärtungsflüssigkeiten auf Durchschnitten feinkörnig erscheint. Darauf folgt noch eine einfache Lage von Muskelfasern (m), welche die äussere Seite der Stützlamelle überziehen und auf Schnitten, die quer zu ihrer Richtung angefertigt sind, als dicht aneinandergereihte glänzende Körner leicht sichtbar hervortreten. Wir bezeichnen die 3 Unterabtheilungen des Ektoderms als Epithel-, Nerven- und Muskelfaserschicht.

Diese Schichtenfolge im Ektoderm der Actinien hat neuerdings schon Heider (21 p. 387—396) in einer histologischen Untersuchung der Sagartia troglodytes auf Durchschnitten richtig dargestellt und hat er das feinkörnige Stratum unter dem Namen der Interbasalsubstanz in die Histologie der Actinien eingeführt. Indessen weicht Heider von unserer Darstellung in so fern ab, als er die Muskelfasern mit dem Stützblatt zusammen als Mesoderm bezeichnet. Auch Schneider und Rötteken thun dies in ihrer vorläufigen Mittheilung, in welcher sie dem faserigen Bindegewebe die Bedeutung eines Sarcolemms beilegen. Aus 2 Gründen erscheint uns die Eintheilung weniger passend. Erstens weil die Muskelfasern mit Ausnahme einiger weniger Actinien nur locker der Oberfläche der Stützlamelle anhaften und nicht in dieselbe eingeschlossen sind, daher sich leicht abmaceriren lassen, und zweitens weil sie von Ektodermzellen abstammen, wie dies im ganzen Stamm der Coelenteraten sich noch so vielfach nachweisen lässt. Zum Mesoderm werden wir die Muskelfasern nur in den wenigen Fällen hinzurechnen, in denen sie in die Stützlamelle selbst mit eingeschlossen sind.

a) Die Epithelschicht. Heider, der die Histologie der Actinien bis jetzt allein ausführlicher und ausgerüstet mit den neuen technischen Hülfsmitteln bearbeitet hat, unterscheidet im Epithel der Mundscheibe und der Tentakeln drei verschiedene Elemente, die Nessel-, Drüsen- und Flimmerzellen. Wir fügen hierzu noch als ein viertes Element die Sinneszellen, welche in grosser Anzahl über die genannten Körperstrecken verbreitet sind. Eine richtige Vorstellung von der Beschaffenheit der vier Zellformen ist nur dadurch zu gewinnen, dass man sie vollständig isolirt, was bei Anwendung des schon früher angegebenen Verfahrens gelingt. Zur Erleichterung der Untersuchung ist indessen auf einen Punkt noch besonders zu achten. In Folge der grossen Zusammenzie-

hungsfähigkeit, welche allen Körpertheilen der Actinien, besonders aber den Tentakeln zukommt, verändern alle Zellen ihre Dimensionen in grossem Maassstabe; es nehmen an contrahirten Theilen die schon an und für sich langen Ektodermzellen an Länge noch viel mehr zu und verlieren dem entsprechend an Ausdehnung in den anderen Richtungen; sie können so zu langen Fäden werden, die bei starken Vergrösserungen sich durch ein ganzes Mikroskopfeld durchziehen. Dadurch wird ihr Studium erheblich erschwert. Abgesehen davon, dass die Zellfäden sich leicht ineinander schlingen, fallen auch die Unterschiede zwischen Flimmer- und Sinneszellen, wie sich weiter zeigen wird, geringer aus. Man wird demnach ein besonderes Gewicht darauf zu legen haben, nicht contrahirte Gewebsstücke zur Untersuchung zu erhalten. Auf zwei Wegen ist dieses Ziel zu erreichen, erstens durch die Auswahl einer passenden Actinienart, welche sich durch eine geringe Reizbarkeit auszeichnet und ihre Musculatur nur langsam contrahirt, und zweitens durch künstliche Aufhebung der Reizbarkeit und Lähmung des Thieres. Eine indolente und daher für den vorliegenden Zweck vorzüglich geeignete Actinienart lernten wir in der kleinen Anthea cinerea kennen, welche an Algen angeheftet im Hafen von Messina in grosser Menge auftritt. Aus dem Wasser vermittelst des sie tragenden Algenfadens herausgenommen zieht sie gewöhnlich ihre Tentakeln nicht zusammen und kann in die macerirende Flüssigkeit gebracht werden, ohne dass eine erhebliche Contraction ihres Körpers wie bei anderen Arten dadurch veranlasst wird. Für andere Actinien empfiehlt sich die schon beschriebene Chloroformbehandlung.

Die einfachsten, weil am wenigsten differenzirten Elemente im Ektoderm der Actinien sind die Flimmerzellen, welche wir nach der in der Medusenarbeit angewandten Terminologie im Folgenden auch als Stützzellen bezeichnen wollen. Sie kommen zahlreich an allen Körperstellen vor und begegnen daher bei der Isolation dem Beobachter am häufigsten; sie sind schmale, bandartige Gebilde von einer Länge, die je nach dem Contractionszustand der Theile variirt. (Taf. IV. Fig. 1—3. Fig. 5 b.) Ihre grösste Breite gewinnen sie am peripheren Ende, welches einen schmalen festen Saum, eine dünne Cuticula, ausgeschieden hat und auf demselben zahlreiche Flimmerhaare trägt. Durch letztere Eigenschaft weichen die Stützzellen der Actinien von den Ektodermzellen der meisten Coelenteraten ab, bei denen bekanntlich fast stets nur Geisseln beobachtet werden. Von den Flimmern bemerkt Heider (21 p. 391), „dass sie ungemein zart und leicht zerstörbar

seien, dass sie bei der vorsichtigsten Behandlung des Objectes fast immer zu Grunde gehen und selbst bei Behandlung mit Osmiumsäure sich meist in eine jedes Detail verwischende dunkle Masse am freien Rand der Zelle verwandeln.“ Uns ist dies nicht in dem Maasse aufgefallen. In den zur Maceration angewandten Reagentien und später im Glycerin haben sich die Flimmern ebenso wie die Geisseln des Entoderms gut und lange Zeit erhalten. Die Verwandlung in eine dunkle Masse ist wohl die Folge einer zu langdauernden Anwendung und daher verbrennenden Wirkung der Osmiumsäure. In einiger Entfernung vom peripheren Ende werden die Stützzellen schmäler und nehmen eine fadenförmige Beschaffenheit an, um darauf an ihrer Basis in einer Weise, die für ihre Characteristik besonders wichtig erscheint, zu enden. Sie verbreitern sich nämlich plötzlich wieder zu einem kleinen Kegel, der mit seiner platten unteren Fläche der Muskellamelle aufsitzt und zur besseren Befestigung der Zelle auf ihrer Unterlage dient. Der kleine und ovale Kern liegt entweder im obern Drittel oder in der Mitte des Zellenleibes. Ausserdem enthält das Protoplasma zuweilen noch kleinere und grössere, wohl aus Fett bestehende Körnchen eingeschlossen. An stark contrahirten Theilen gehen die Zellenbänder (Taf. IV Fig. 5 b) mehr in lange feine Fäden über, die sich nur noch an ihren beiden Enden etwas verbreitern, einmal in den zum Ansatz dienenden kegelförmigen Fuss und zweitens peripher nach der Cuticula zu, welche die Flimmern trägt.

Da Heider eine vollständige Isolirung der Ektodermzellen bei seiner Behandlungsweise nicht erreichen konnte, giebt er uns nach Querschnitten nur eine unvollständige Beschreibung von der Beschaffenheit der Stützzellen und hat in Folge dessen auch ganz das Vorhandensein von Sinneszellen übersehen, deren Characteristik wir jetzt folgen lassen. (Taf. IV Fig. 1—4a).

Die Sinneszellen finden sich im Ektoderm der Mundscheibe und der Tentakeln, wie uns schien, überall ziemlich gleichmässig vor; nur an der Spitze der Tentakeln mochten sie vielleicht in grösserer Anzahl vorhanden sein. Einen vollständigeren Einblick in ihre Vertheilung zu gewinnen, war uns nicht möglich, da man bei Durchmusterung des Ektoderms von der Fläche seine einzelnen Elemente nicht von einander unterscheiden kann. Die Sinneszellen sind äusserst fein und fadenförmig. Ihr Kern liegt entweder in der Mitte des Fadens, oder er ist mehr an die Basis herabgerückt. Da in seiner Umgebung das Protoplasma sich immer stärker ansammelt, zeigt im ersten Falle die Sinneszelle in

ihrer Mitte eine spindelförmige Verdickung und verlängert sich in einen feinen peripheren und centralen Fortsatz, im zweiten Fall besitzt sie die Verdickung an der Basis und sendet einen um so längeren Fortsatz nach der Peripherie aus. Indessen lässt sich hierauf eine scharfe Scheidung der Sinneszellen in 2 Gruppen nicht durchführen, da zwischen beiden Formen Uebergänge nachgewiesen werden können. Die Verschiedenheit, die nach dem Gesagten schon im ganzen äusseren Habitus zwischen Sinneszellen und bandartigen fadenförmigen Stützzellen zu Tage tritt, wird noch durch zwei weitere wichtige Merkmale erheblich gesteigert. Während die Stützzellen an ihrem peripheren Ende mit zahlreichen Flimmern besetzt sind, verlängert sich die Sinneszelle an ihrer Oberfläche gewöhnlich nur in ein einziges feines Haar; (hier und da wurden auch deren zwei beobachtet). Während ferner die Stützzellen basalwärts mit einer Verbreiterung enden, gehen die Sinneszellen in zahlreiche feine Fibrillen über und hängen durch dieselben, wie sich weiter zeigen wird, direct mit einem Nervenfasergeflecht zusammen. Das Maass, bis zu welchem sich die feinen Fibrillen isoliren lassen, ist ein sehr verschiedenes und richtet sich nach der Conservirung und dem Grad der Maceration sowie nach der Vorsicht und Geduld, mit der man bei der Lostrennung der Elemente durch Zerklopfen verfährt. An zu stark erhärteten Präparaten sind die Sinneszellen an ihrer Basis abgerissen und enden daher einfach zugespitzt, bei guter Isolation verlängern sie sich dagegen noch in 2 bis 3 bald kürzere bald längere Fibrillen, die hie und da in Folge von Quellung kleine Auftreibungen besitzen. An unseren besten Präparaten (Fig. 1 u. Fig. 3a) liessen sich diese Nervenfädchen auf grosse Strecken, welche die Länge der Zelle selbst noch übertrafen, in Zusammenhang erhalten und konnten alsdann an ihnen auch feinste seitliche Zweige, welche die Grenze des Wahrnehmbaren erreichen, beobachtet werden. An denjenigen Sinneszellen, welche in ihrer Mitte den Kern in einer spindelförmigen Auftreibung enthalten, entstehen die Nervenfibrillen durch Theilung aus dem centralen Fortsatz, bei den Formen dagegen mit basal gelegenem Kern nehmen sie direct aus der an dem Kern angehäuften Protoplasmamasse ihren Ursprung.

Ein gewöhnliches und zugleich recht instructives Bild, welches Isolationsversuche ergeben, sind kleine Gruppen verschiedenartiger Epithelzellen, welche an ihren peripheren Enden vermittelst ihrer Cuticula fester zusammenhalten, mit ihren centralen Enden dagegen sich von einander losgelöst haben und nun wie die

Haare eines Pinsels nach entgegengesetzten Richtungen auseinander weichen. (Taf. IV Fig. 2). An solchen Präparaten sieht man Stütz- und Sinneszellen nebeneinander, erstere in grösserer Anzahl, letztere mehr vereinzelt und zwischen den andern oft versteckt. Zuweilen haftet eine Sinneszelle (a) dabei einer Stützzelle (b) in ganzer Länge noch innig an und kann dann durch fortgesetztes Klopfen auf das Deckglas abgelöst werden. Gewöhnlich behält die letztere ihre grade Form bei, während die feinere Sinneszelle bei jeder Erschütterung im Wasser hin und her flottirt, sich umbiegt und sich leicht mit anderen Zellen um so mehr, je länger ihre Nervenfibrillen erhalten sind, verschlingt.

Eine dritte Zellenform, welche im Ektoderm der Mundscheibe und mehr noch an den Tentakeln in grosser Menge vorgefunden wird, sind die Nesselzellen. (Taf. IV Fig. 2 u. Fig. 5c). Die Kapseln derselben liegen, wie Heider (21 p. 387) auch angiebt, dicht unter der Cuticula im peripheren Ende der Zelle; sie werden nur von einer sehr dünnen Protoplasmahülle umschlossen, welche noch den kleinen leicht zu übersehenden Kern birgt. Nach abwärts verlängert sich die Protoplasmahülle in einen dünnen Faden, der ab und zu eine kleine körnige Anschwellung aufweist. An guten Isolationspräparaten erreicht der Faden eine beträchtliche Länge und löst sich zuweilen noch in eine Anzahl feiner Fibrillen auf, in ähnlicher Weise, wie es die Sinneszellen thun. Durch derartige Befunde wird es uns wahrscheinlich gemacht, dass die Nesselzellen gleichfalls mit dem Nervensystem zusammenhängen.

Die vierte Zellenform des Ektoderms, welche drüsiger Natur ist, übergehen wir hier und verweisen wir in Betreff derselben auf den dritten Abschnitt, welcher über das Schlundrohr handelt.

Um die Beschreibung der Epithelschicht des Ektoderms zu vervollständigen, mögen hier noch Beobachtungen folgen, welche am lebenden Thier über die Flimmerbedeckung der Körperoberfläche angestellt wurden. Heider (21 p. 392) unterscheidet am lebenden Tentakel, wenn man bei starken Vergrösserungen den Rand desselben untersucht, zweierlei verschiedene Fortsätze. „Die einen sind niedrig, starr, kegelförmig, 0,005—0,006 Mm. hoch, fast wasserhell und erweisen sich als Cnidocils der darunter liegenden Nesselkapseln; die anderen, drei bis viermal so langen, dünnen, zarten und cylindrischen Fortsätze bewegen sich pendelartig hin und her“ und gehören den Flimmerzellen des Ektoderms an. Heider's Angaben glauben wir dadurch noch weiter ergänzen zu können, dass wir 3 verschiedene Fortsatzbildungen der

Ektodermzellen an den Tentakeln von Anthea beobachtet haben. (Taf. III Fig. 11). Erstens sind lange zarte Flimmern, die in grosser Anzahl je einer Flimmerzelle angehören, über die ganze Oberfläche verbreitet. Sie sind nach der Richtung des Flimmerstroms umgekrümmt, sind in beständig schlängelnder Bewegung begriffen und daher einzeln in ihrer ganzen Länge nicht scharf zu sehen. Dazwischen erheben sich zweitens die von Heider als Cnidocils gedeuteten Gebilde. Es sind kleine schmale Kegel, die an ihrem freien Ende abgestutzt sind und bei starken Vergrösserungen eine Längsstreifung erkennen lassen. Die letztere tritt bei Osmiumzusatz deutlicher hervor und es lösen sich dabei zuweilen die Kegel in ein Bündel einzelner Härchen auf. Sie sind daher weiter nichts als eine Anzahl unter einander verklebter Flimmern. Auch uns ist es wahrscheinlich, dass sie den Nesselzellen angehören und die Stelle von Cnidocils vertreten, welche bei den übrigen Coelenteraten einfache und steife Borsten sind. Die dritte Fortsatzbildung endlich, welche nur an den Tentakeln wahrgenommen werden konnte, sind lange Fäden, die grade gestreckt oder leicht gebogen über die flimmernde Oberfläche hervorragen. Entweder stehen sie ganz isolirt, oder was häufiger der Fall ist, sie lehnen sich mit ihrer Basis einem Kegel zusammengeklebter Flimmern an, so dass sie dessen Verlängerung zu bilden scheinen. Wir glauben nicht zu irren, wenn wir die in ihrer Zartheit den Flimmern gleichenden, aber unbeweglich hervorstehenden Fäden mit den Sinneszellen in Verbindung bringen und demgemäss als Tasthaare deuten. Alle drei Fortsatzbildungen des Integuments sind wohl gemeinsamen Ursprungs in der Weise, dass die Flimmerkegel und Tasthaare nur Modificationen der Flimmern sind. Was die Richtung der Flimmerbewegung anlangt, so beobachteten in übereinstimmender Weise sowohl Gosse als Heider, welcher die Bewegung von im Seewasser suspendirten Anilinkörnchen verfolgte, dass der durch die Flimmern erzeugte Strom vom Munde hinweg längs der Radien zu den Tentakeln und an diesen aufwärts bis zu deren Spitze geht.

b) Die Nervenfaserschicht. Von besonderer Wichtigkeit wurde für uns das Studium des feinkörnigen Stratum, welches sich zwischen Epithel- und Muskellamelle einschiebt. Heider (21 p. 393) untersuchte das Stratum nur an Querschnitten und bemerkt hierüber, dass es von den zahlreichen mit ganglienartigen Erweiterungen versehenen Fortsätzen der darüber gelegenen Nessel- und Drüsenzellen quer durchzogen wird. Dagegen konnte

er in ihm selbst keine besonderen Elemente, weder Zellen noch auf faserige Structur hinweisende Streifen auffinden. Für nervös glaubte er das Stratum nicht halten zu dürfen, wie er denn Nerven oder auch nur als solche allenfalls zu deutende Elemente in keinem Theile von Sagartia beobachtete. Im Gegensatz hierzu hat sich aus unseren Untersuchungen ergeben, dass Heider's sogenannte Interbasalsubstanz selbst eine sehr schön entwickelte Nervenfaserschicht ist. Beginnen wir ihr Studium mit der Betrachtung von Querschnitten. (Taf. III Fig. 5 u. Fig. 7 n).

An Präparaten, welche eine halbe Stunde in $^1/_2$ % Osmiumsäure gehärtet und in Picrocarmin gefärbt worden waren, setzt sich die Nervenfaserschicht sehr scharf und deutlich von den übrigen Lagen ab; sie erscheint äusserst feinkörnig und in einer grünlich grauen Färbung, sie bietet mithin ganz denselben Anblick dar, wie Querschnitte durch den Nervenring der Medusen oder durch die Leydig'sche Punktsubstanz aus den Ganglien von Würmern und Arthropoden, wenn dieselben einer gleichen Behandlung ausgesetzt waren. Die Schicht ist an der Mundscheibe (Taf. III Fig. 7 n), stärker als an den Tentakeln (Taf. III Fig. 5 n); sie wird, wie Heider richtig bemerkt hat, von den basalen Enden einzelner Epithelzellen durchbohrt, welche nach den Ergebnissen der Isolationsmethoden zu urtheilen nur Stützzellen sein können, die sich mit ihrem verbreiterten Fuss auf der Muskellamelle festsetzen. Etwas verschieden fällt der Anblick der Nervenfaserschicht aus, wenn die Erhärtung der Objecte in Kleinenberg's Picrinschwefelsäure vorgenommen wurde. Da in diesem Reagens die Gewebe nicht so stark und gleichmässig wie es in Osmiumsäure der Fall ist, gerinnen, erscheint die Nervenfaserschicht nicht feinkörnig, sondern mehr äusserst zart fibrillär. Die Fibrillen schlängeln sich unentwirrbar durch die basalen Enden der Stützzellen hindurch und ihr Hauptzug überbrückt hierbei kleine Einfaltungen der Muskellamelle, indem nur spärlichere Fibrillen sich in die Tiefe bogenförmig hinabbiegen.

Auch besonders geartete Zellen fehlen, wie schon Querschnitte durch die Mundscheibe (Taf. III Fig. 7 g) erkennen lassen, unserer Nervenfaserschicht nicht. Oft sind es recht ansehnliche, entweder halbkuglige oder mehr spindelförmige Protoplasmakörper mit einem grossen runden Kern und Kernkörper. Wie kleine Höcker sitzen sie mit ihrer abgeplatteten Seite der dem Epithel zugewandten Oberfläche der Nervenfaserschicht auf; sie liegen somit

ganz in der Tiefe des Ektoderms subepithelial und erweisen sich schon hierdurch als Elemente, die zur Epithelschicht nicht mehr hinzugerechnet werden können. Dass wir es in der That mit Ganglienzellen zu thun haben, werden uns weitere Befunde alsbald lehren.

Volle Klarheit über die Beschaffenheit und Bedeutung der schon an Querschnitten nachweisbaren Gebilde, der Nervenschicht und der auf ihr gelegenen Ganglienzellen, wird durch die Anwendung geeigneter Isolationsmethoden gewonnen. An Mundscheiben und Tentakeln, die 3—5 Minuten im Osmium-Essigsäuregemisch gelegen haben, lässt sich gewöhnlich nach 12—24 Stunden, nach deren Verlauf wir die Untersuchung vorzunehmen pflegten, die Nervenfaserschicht mit dem sie bedeckenden Epithel von ihrer Unterlage ablösen. Bei guter Maceration ist dies in dem Grade möglich, dass man die Tentakelaxe aus ihrer Epithelhülse wie die Finger aus einem Handschuh herausziehen und ebenso von der Mundscheibe die Epithellamelle oft als ein einziges zusammenhängendes Stück vorsichtig abpräpariren kann. Durch Zerzupfen derartiger Ektodermlamellen erhält man grössere und kleinere Epithelstückchen, an deren unterer Fläche die Nervenfaserschicht noch anhaftet und hier und da über den Rand frei hervorsieht, und man erkennt jetzt, dass letztere aus einem Gewirr feinster Fibrillen besteht, die sich in allen Richtungen durch einander schlängeln. Die durch Zerzupfen erhaltenen Präparate sind dann noch weiter zu verwerthen. Durch vorsichtiges Klopfen auf das Deckglas suche man von der Fibrillenmasse nach und nach die ihr anhaftenden Epithelzellen abzulösen; indem man dabei von Zeit zu Zeit an den einen Rand des Deckgläschens Wasser zusetzt, an dem entgegengesetzten Rand aber in demselben Maasse durch ein Stückchen Fliesspapier den Ueberschuss wieder entfernt, schwemme man von der Nervenschicht die Epithelzellen hinweg, die sich durch fortgesetztes Klopfen abgelöst haben. In dieser Weise können Präparate angefertigt werden, welche einen Zusammenhang zwischen der Nervenfaserschicht und einzelnen Elementen der Epithelschicht zur Anschauung bringen. (Taf. IV Fig. 4). Denn wenn man jetzt die bei der vorgenommenen Manipulation hängen gebliebenen Epithelzellen durchmustert, so gewahrt man, dass es meist Sinneszellen (a) sind und dass ihr festerer Zusammenhang durch ihre feinen Ausläufer bedingt wird, welche sich in die Nervenfaserschicht hineinsenken.

Die Ganglienzellen erhält man in isolirtem Zustande durch sorgfältiges Zerzupfen macerirter Ektodermstückchen, welche geeigneten Regionen des Körpers entnommen werden müssen. Im Ektoderm der Tentakeln sind sie durch Zerzupfen sehr selten aufzufinden. Nur hie und da treten in der Fibrillenmasse kleine kernhaltige Protoplasmaklümpchen auf, die von ihrer Oberfläche 3—5 Ausläufer entsenden, welche selbst wieder sich in noch feinere Fäserchen fortsetzen können. Zu ungleich besseren Resultaten führt die Untersuchung der Mundscheibe und namentlich solcher Partieen, welche der Nachbarschaft der Tentakeln angehören. Auch ist es nicht ganz gleichgültig, welche Actinienart man zum Studium des Nervensystems gewählt hat. Wir haben drei verschiedene Arten, Anthea cereus, Adamsia diaphana und Sagartia parasitica gleich sorgfältig untersucht, und lieferte uns unter ihnen weitaus die besten Präparate die Sagartia parasitica, auf welche sich daher auch im Folgenden unsere Beschreibung hauptsächlich stützen wird. Hier isoliren sich aus der Nervenfaserschicht Ganglienzellen von einer so beträchtlichen Grösse und mit so zahlreichen Ausläufern, wie wir es noch bei keinem andern Coelenteraten beobachtet haben.

Die Ganglienzellen der Mundscheibe sind (Taf. III, Fig. 10, 12, 16. Taf. IV, Fig. 8—11), wenn man von den weiblichen Geschlechtsproducten absieht, die grössten histologischen Elementartheile im Körper der Actinien und stehen in jeder Beziehung in einem ausgesprochenen Gegensatz zu den feinen und fadenförmigen Epithelzellen. Ihr in Osmiumsäure sich leicht bräunendes Protoplasma ist von feinen Körnchen durchsetzt und birgt einen entsprechend grossen meist kugeligen Kern mit einem auffallend grossen Kernkörper. Ihr Kern gewinnt hierdurch eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Keimbläschen junger Eier, eine Aehnlichkeit, die sich ja im ganzen Thierreich wiederholt und schon öfters hervorgehoben worden ist. Von dem bald kugligen, bald mehr unregelmässig geformten Protoplasmakörper entspringen zahlreiche Ausläufer zum Theil von recht ansehnlicher Stärke und nicht unbedeutender Länge. Einige von ihnen gabeln sich noch in feinere Fortsätze oder geben seitlichen Fibrillen den Ursprung. Unter ihnen konnte ein besonderer, etwa dem Axenfortsatz der Wirbelthiere vergleichbarer Ausläufer nicht unterschieden werden.

Für die durch Zerzupfung zuerst aufgefundenen grossen Ganglienzellen suchten wir später auch noch ihre topographische Verbreitung festzustellen; dies führte uns allmählich zur Ausbildung

einer besondern Präparationsweise, die ebenso rasch wie sicher in die Topographie und Histologie des Nervensystems der Actinien einen vollständigen Einblick gewährt und alle übrigen Methoden geradezu überflüssig macht, indem sie die Vorzüge aller in sich vereinigt. Eine Epithellamelle mit der unter ihr gelegenen Nervenfaserschicht, die in der schon angegebenen Weise von der Musculatur und Stützlamelle der Mundscheibe abpräparirt worden ist, wird auf dem Objectträger, mit der Nervenschicht nach unten, glatt ausgebreitet, dann die Flüssigkeit (Wasser oder verdünntes Glycerin) entfernt, sodass das Präparat immer nur angefeuchtet bleibt. Die Lamelle legt sich jetzt dem Objectträger überall an und wird durch einen Zug an den Rändern, den man am besten mit einem feinen Haarpinsel ausübt, noch allseitig recht straff angezogen. Nun beginne man mit einem nassen Pinsel vorsichtig von der Mitte der Lamelle über ihre Oberfläche nach den Rändern hinzufahren. Die Epithelzellen werden hierbei mehr und mehr aus ihrer Lage gebracht, lösen sich zu kleinen Gruppen vereint von ihrer Unterlage ab und werden durch einen Tropfen Flüssigkeit, den man ab und zu auf die Mitte des Präparates setzt, vollkommen nach den Rändern weggeschwemmt und entfernt. Auf diese Weise wird die Nervenfaserschicht, wenn die Maceration gut gelungen war, auf immer grössere Strecken freigelegt und kann für sich allein fast vollkommen unversehrt in der Art dargestellt werden, dass ihr nur hie und da noch Epithelzellen oder Gruppen von solchen anhaften bleiben. Je mehr man noch diese letzten Reste zu entfernen sucht, um so mehr läuft man natürlich auch Gefahr einzelne Ganglienzellen mit abzustreifen. Bei der Fertigstellung des Präparates achte man auch besonders darauf, dass die Nervenfaserschicht überall gleichmässig und gut ausgespannt ist. Denn es treten die Nervenfibrillen, wenn sie grade gestreckt verlaufen, viel schärfer hervor und können im Geflecht auf grössere Strecken verfolgt werden, als es ohnedem der Fall ist. Durch das angegebene Verfahren konnten 1—2 Centim. grosse Stücke von der Nervenfaserschicht der Mundscheibe bei Sagartia und Anthea vom Epithel gereinigt werden. In Glycerin sind die Präparate lange Zeit conservirbar und liessen sie sich so auch anderen Fachgenossen demonstriren.

Bei stärkeren Vergrösserungen betrachtet erscheint die Nervenfaserschicht (Taf. IV, Fig. 6 und Fig. 7) als ein ungemein dichtes, überall ziemlich gleichmässig entwickeltes Netzwerk von Fibrillen,

die in mehreren Lagen übereinander sich in den verschiedensten Richtungen in einer Ebene durchkreuzen und nur kleine Maschen freilassen, durch welche die Stützzellen, wie Querschnitte zeigten, hindurchtreten. Bei Sagartia (Taf. IV, Fig. 7) ist sie dicker und dichter als bei den andern zwei noch untersuchten Arten (Taf. IV, Fig. 6). Der Hauptmasse nach sind die Fibrillen von grosser Feinheit; nur wenige sind stärker und diese können dann auf weite Strecken, oft durch mehrere Mikroskopfelder hindurch, verfolgt werden. Die Fibrillen bestehen aus einer quellbaren Substanz und sind daher hie und da mit kleinen Auftreibungen versehen, was um so mehr der Fall ist, je weniger die Osmiumsäure, die eine momentane Gerinnung ohne Quellung hervorruft, zur Geltung gekommen ist.

In und auf der Nervenschicht liegen Ganglienzellen von der verschiedensten Form und Grösse, welche nun in situ untersucht und bis in ihre feinsten Ausläufer verfolgt werden können. Theils sind es bipolare, theils tri- und multipolare Gebilde.

Die bipolaren Ganglienzellen (Taf. IV, Fig. 6. 7. 10. 11), welche im Allgemeinen seltener beobachtet werden, kommen in allen Grössen vor, besitzen eine spindlige Form und verlängern sich an jedem Ende in eine Nervenfibrille, der man auf weite Strecken nachgehen kann, ohne dass sie seitliche Aestchen abgiebt oder sich theilt. Von den grösseren bipolaren Elementen rühren wohl hauptsächlich die stärkern Fasern her, die in geradem Verlauf und in gleichbleibender Stärke das Fibrillennetz durchsetzen.

Die tripolaren Ganglienzellen (Taf. IV, Fig. 6, 7, 8, 9; Taf. III, Fig. 10 und Fig. 12 (2)) finden sich häufiger, kommen in allen verschiedenen Grössen vor und lassen gewöhnlich von dem Protoplasmakörper nach drei entgegengesetzten Richtungen die drei Nervenfibrillen ausstrahlen.

Die multipolaren Ganglienzellen (Taf. III, Fig. 10, 12, 16; Taf. IV, Fig. 6 u. 7) endlich scheinen uns im Durchschnitt sowohl an Zahl zu überwiegen als auch die ansehnlichsten Dimensionen zu erlangen. Ihre Gestalt ist eine besonders characteristische. Ihr Körper nämlich erhebt sich buckelartig über die Oberfläche der Nervenschicht und geht zuweilen noch in einen stumpfen Fortsatz über, der sich in die Epithelschicht hineindrängt. Ganglienzellen der letzteren Art (Taf. III, Fig. 12) vermitteln einen Uebergang zu den Sinneszellen mit basalgelegenem Kern und können als Beleg gelten für die schon früher von uns gewonnene und motivirte Ansicht, dass die Ganglienzellen ur-

sprünglich in der Epithelschicht selbst gelegen und als Sinneszellen functionirt haben und erst nachträglich mit Aufgabe der letzteren Function und mit Veränderung ihrer Form in die Tiefe unter das Epithel gerückt sind, wie Gleiches sich an den Epithelmuskelzellen vollzogen hat. Die glatte Basis der multipolaren Ganglienzellen breitet sich auf der Nervenschicht aus und entsendet nach allen Richtungen 4—6 Nervenfibrillen, unter denen einige oft von ansehnlicher Stärke sind und sich alsbald nach ihrem Ursprung noch weiter verästeln. So sitzt die multipolare Ganglienzelle mit ihrem buckelförmigen Körper und ihren vielen Ausläufern im Nervenfasergeflecht, wie eine Spinne in ihrem Netz. Zu bemerken ist noch, dass in einer Ganglienzelle ab und zu anstatt eines einzigen Kernes auch deren zwei (Taf. IV, Fig. 8) vorkommen.

Zu dem grossen Vortheil, den gute Pinselpräparate dadurch bieten, dass sie eine Beobachtung der Theile in situ ermöglichen, gesellen sich noch zwei weitere Vortheile hinzu. Erstens ist an unseren Präparaten in schönster Weise der Zusammenhang der Nervenschicht mit den Sinneszellen des Epithels demonstrirbar. Wie schon bemerkt, bleiben beim Abpinseln theils Epithelstückchen, theils isolirte Zellen der Nervenschicht anhaften (Taf. IV, Fig. 7 a). Letztere legen sich dann um und stellen sich in der Flüssigkeit flottirend mit ihrer Längsaxe schräg zur Ebene des Objectträgers. Es sind fast durchweg Sinneszellen mit vorwiegend basal gelegenem Kern. Von ihrer Basis kann man deutlich 2 Nervenfibrillen ausgehen und in die Nervenschicht eintreten sehen und wenn man nach geeigneten Stellen sucht, kann man dieselben auf eine bald kürzere bald längere Strecke im Fibrillennetz weiter verfolgen.

Der zweite Vorzug ist endlich darin zu suchen, dass es allein an Pinselpräparaten möglich ist, in die Vertheilung der Ganglienzellen innerhalb der Nervenfaserschicht einen sicheren Einblick zu gewinnen. Unsere Untersuchung führte uns hier zu folgendem Ergebniss:

Die grössten und zahlreichsten Ganglienzellen finden sich an der Basis der in mehreren Kreisen angeordneten Tentakeln und auf den Strecken zwischen ihnen vor. Vom Tentakelkranz gehen dann Streifen ziemlich dicht zusammengelagerter Ganglienzellen aus; sie sind durch kleine Abstände von einander getrennt, convergiren radienartig nach der Mundöffnung zu und verlieren sich in einiger Entfernung von derselben. Im Bereich dieser Streifen beobachteten

wir einen festeren Zusammenhang der Epithel- und Nervenschicht, was vielleicht durch einen grösseren Reichthum an Sinneszellen veranlasst sein könnte. Auch treten hier vorzugsweise die grossen bipolaren Ganglienzellen auf und entsenden ihre beiden starken und sich nicht theilenden Fortsätze in der Richtung der Radien. In den dazwischen liegenden Regionen der Mundscheibe sind die Ganglienzellen spärlicher und meist auch kleiner, dagegen ist eine Abnahme in der Dichtigkeit der Nervenfaserschicht nicht zu bemerken.

In derselben Weise wie von der Mundscheibe lassen sich auch von den Tentakeln Pinselpräparate anfertigen, wenn man das handschuhfingerartig abgezogene Epithelhäutchen aufschneidet und platt ausbreitet; doch stösst eine vollständige Erhaltung der Nervenschicht auf grössere Schwierigkeiten, da sie am Tentakel dünner ist und in Folge dessen beim Abpinseln des Epithels leichter einreisst. Es genügt hier kurz hervorzuheben, dass die sich ebenfalls durchkreuzenden Nervenfibrillen zum grössten Theil parallel oder rechtwinkelig zur Tentakelaxe verlaufen, dass Ganglienzellen in sehr geringer Anzahl beobachtet werden und nie zu jener ansehnlichen Grösse wie im Bereich der Mundscheibe heranwachsen.

c) Die Muskelschicht. Bei fast allen Actinien folgt unmittelbar auf die Nervenschicht die Muskellamelle (Taf. III Fig. 5 m), welche von Schneider und Rötteken, sowie von Heider zur mittleren Körperschicht, von uns noch zum Ektoderm gerechnet wird. Sie besteht aus langen und sehr dünnen glatten Fasern, die in einfacher Schicht dicht neben einander lagern. Eine jede Faser (Taf. V Fig. 7) zeigt in ihrer Mitte, wie das zuerst Schwalbe (39 p. 209) in seinem Aufsatz über den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere beschrieben hat, eine kleine Anhäufung von Protoplasma, welche den Muskelkern einschliesst. An dem Tentakel verlaufen die ektodermalen Fasern seiner Längsaxe nach, sie ruhen auf der platten Oberfläche der Stützlamelle, welche sich an contrahirten Tentakeln in kleine Längsfalten legt. An macerirten Präparaten sind sie leicht ablösbar, haften aber immerhin ihrer Unterlage fester an als der Epithelschicht, die sich schon beim leisesten Zug abheben lässt. Die Längsmuskeln der Tentakeln gehen an der Basis der letzteren in die Muskeln der Mundscheibe über, welche in radialer Richtung nach dem Munde zu verlaufen und am Lippenrand in einer Weise enden, welche im Abschnitt über das Schlundrohr noch genauer beschrieben werden soll. Bei den Antheen liegen die radialen Muskelfasern der Mund-

scheibe auf der Stützlamelle nur oberflächlich auf, bei Sagartia parasitica dagegen und ganz besonders bei Actinoloba dianthus sind sie mit derselben inniger verbunden und lassen sich nur schwer isoliren, da sie, wie an Querschnitten zu sehen, zum Theil in die fibrilläre Grundsubstanz eingebettet sind (Taf. III Fig. 7). Auch hier sind die einzelnen Muskelfasern mit ihren besonderen Kernen versehen. Von dem gewöhnlichen Verhalten abweichende Verhältnisse hat uns Tealia crassicornis dargeboten, insofern bei ihr die longitudinalen Muskelfasern der Tentakeln nicht mehr dem Ektoderm, sondern unzweifelhaft dem Mesoderm angehören. Wir kommen hierauf bei Besprechung des letzteren zurück.

2. Das Mesoderm.

Nachdem wir im Gegensatz zu früheren Forschern die äussere und innere Muskellamelle zum Ektoderm und Entoderm hinzugerechnet haben, besteht nunmehr das Mesoderm der Actinien, mit Ausnahme weniger Arten, einzig und allein aus einer überall ziemlich gleichartig beschaffenen Stützsubstanz (Taf. III Fig. 5, 8). Dieselbe wurde von ältern Naturforschern stets für Musculatur gehalten, wie z. B. Milne Edwards (32 p. 9) in seiner Monographie und in ähnlicher Weise viele Andere von einer tunique musculaire sprechen, die nach aussen von einer tunique cutanée, nach innen von einer tunique muqueuse begrenzt werde. Eine richtige Auffassung datirt erst von dem Erscheinen der Icones histologicae. Hier beschreibt Kölliker (25 p. 116) in zutreffender Weise die Stützsubstanz der Actinien und behandelt sie unter dem faserigen Bindegewebe der Coelenteraten. Schneider und Rötteken (38) legen ihr, man sieht nicht ein aus welchem Grunde, die Bedeutung eines Sarcolemms bei. Heider (21) hat in neuester Zeit ihre Beschaffenheit an den verschiedenen Stellen des Körpers am meisten gewürdigt.

Zur bequemen Untersuchung des Mesoderms eignen sich besonders die Tentakeln, da es hier nur eine dünne Schicht zwischen Ektoderm und Entoderm bildet und sich leicht von diesen beiden ganz frei präpariren lässt (Taf. V Fig. 3). Man erhält dann ein überall gleichmässig dickes Häutchen, das aus feinen durch eine homogene Zwischensubstanz verbundenen Fasern besteht. Zwischen den Fasern liegen zahlreiche kleine theils stern- theils spindelförmige Bindegewebszellen, die in lange und dünne sich verästelnde Ausläufer übergehen und in ihrem spärlichen Protoplasma Fettkörnchen einschliessen. Bei verschiedener Einstellung des Mi-

kroskops kann man an der Stützlamelle von Anthea und Sagartia 2 Schichten, eine äussere und eine innere, erkennen, die sich durch eine verschiedene Richtung ihrer Bindegewebsfibrillen und ihrer Zellen von einander absetzen. In der äussern dünnen Schicht verlaufen die Fibrillen, den Muskelfasern parallel, in der Längsaxe des Tentakels, in der innern Schicht dagegen kreuzen sie jene unter rechtem Winkel und schliessen sich so dem Verlauf der entodermalen Muskelfasern an. In jeder Schicht wird dann wieder durch die Lage der Fibrillen die Richtung der Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer bestimmt.

Beim Uebergang in die Mundscheibe erfährt das Mesoderm eine beträchtliche Zunahme in seiner Dicke und setzt sich aus zahlreichen dünnen Fibrillenlagen zusammen, die sich durchflechten und ein dichtes filzartiges Gewebe bilden, das sich mit Nadeln nicht in seine Fasern zerlegen lässt. Nach der ektodermalen Musculatur zu, die bei Sagartia zum Theil in die Stützlamelle eingebettet ist, wird das Gewebe der sich durchflechtenden Fibrillen etwas lockerer (Taf. III Fig 7). Weitere Besonderheiten sind nicht hervorzuheben.

Auf ein interessantes Verhalten an den Tentakeln von Tealia crassicornis wurden wir durch die vorläufige Mittheilung von Schneider und Rötteken (38) aufmerksam gemacht. Nach der kurzen Angabe derselben sind bei Tealia die longitudinalen Muskelfasern in die Stützsubstanz, welche sie Sarcolemm nennen, eingeschlossen und bilden cylindrische aus einer fibrillären Rindensubstanz und einer interfibrillären Marksubstanz bestehende Muskelprimitivbündel. Herr Rötteken, der sich vorübergehend in Jena aufhielt, war so freundlich, uns nicht nur mit einigen seiner gut ausgeführten Zeichnungen bekannt zu machen, sondern auch Exemplare von Tealia zur Verfügung zu stellen, an welchen wir uns selbst über mehrere abweichende Punkte ihrer Organisation Aufklärung verschaffen konnten.

An den Tentakeln (Taf. II Fig. 12) ist die faserige Stützsubstanz (s) mächtiger als es bei den Actinien sonst der Fall ist, entwickelt und mit Bindegewebszellen reichlich versehen. In ihrem äussern Drittel etwa schliesst sie zahlreiche Bündel von longitudinal verlaufenden Muskelfasern ein, deren Querschnitt bald rund, bald oval, bald glatt contourirt, bald wieder mit seitlichen Ausbuchtungen versehen ist. Die Bündel grenzen, nur durch dünne Bindegewebssepten getrennt, dicht aneinander und sind an manchen Stellen in einer Lage, an anderen wieder in zwei bis drei Lagen

angeordnet, vom Ektoderm werden sie nur durch einen schmalen Bindegewebssaum geschieden. An jedem Bündel unterscheidet man eine centrale körnige Substanz, in welcher hier und da ein Kern wahrgenommen wird, und nach aussen von ihr einen Mantel von Muskelfasern, die eine einzige Schicht bilden und unmittelbar an das umhüllende Bindegewebe angrenzen. Nicht selten sahen wir an unseren Querschnitten dieses und jenes Muskelbündel durch einen kleinen Kanal in der Stützsubstanz mit dem Ektoderm in Verbindung stehen. Da im Kanal oftmals ein fibrillärer Strang oder eine Zelle eingeschlossen war, werden wir auf solche Bilder gestützt wohl in der Annahme nicht irren, dass Nervenfibrillen einzeln oder in Stränge vereint aus der Nervenschicht zu den Muskelbündeln übertreten.

Im Vergleich zu andern Actinien liegt bei Tealia, wie auch Schneider und Rötteken angeben, ohne Frage eine höhere Entwicklung der Muskulatur vor. Ursprünglich ektodermal entstandene Fasern sind in die Stützlamelle hineingerückt und dadurch mesodermal geworden, wobei sie an Masse bedeutend zugenommen haben. In Folge dessen wird nun auch bei Tealia das Ektoderm nur aus zwei Schichten gebildet, aus den langen fadenförmigen Epithelzellen und aus der Nervenschicht, welche unmittelbar auf der mit kleinen Falten besetzten Stützlamelle ruht.

3. Das Entoderm.

Das Entoderm der Actinien, welches sich von allen übrigen Thieren gar wesentlich unterscheidet, ist bis jetzt in seinen histologischen Eigenschaften noch wenig erkannt und in seiner allgemeinen Bedeutung noch gar nicht gewürdigt worden. Und doch bietet es uns Verhältnisse dar, die für eine vergleichende Gewebelehre und für die Frage nach der Beziehung der Gewebe zu den Keimblättern von grosser Tragweite sind.

Frühere Forscher sprechen gewöhnlich nur von einer flimmernden Schleimhaut, welche den innern Hohlraum der Actinien auskleidet. Auch Heider, der sonst in vielen Punkten weiter als seine Vorgänger gekommen ist, hat bei der Untersuchung des Entoderms sehr wenig Erfolg gehabt. Er bemerkt (21 p. 384), dass die Zellen von so ungemeiner Zartheit seien, dass die sonst gebräuchlichen Isolirungs- und Macerationsmittel (Chromsäure, Müller'sche Flüssigkeit etc.) keine Dienste geleistet hätten, indem Alles sehr bald zu einem Brei zerfallen sei. Er empfiehlt allein die Ueberosmiumsäure und findet bei ihrer Anwendung, dass die

Entodermzellen in einer Schicht angeordnet und mit mehreren langen Flimmern versehen sind, dass sie Pigmentkörper enthalten, die rund, grobkörnig, von dunkelbraunem Inhalt erfüllt sind und einen doppelten scharfen Contour aufweisen. Einen guten Schritt vorwärts in der Erkenntniss des Entoderms that vor einem Jahre Kling (23). Wie er uns in einer vorläufigen Mittheilung berichtet, gelang es ihm an den Tentakeln von Actinia equina und an den Polypen von Muricia nachzuweisen, dass die an der Innenseite der Stützlamelle gelegenen Ringmuskelfasern Verlängerungen von Entodermzellen sind und daher als Neuromuskelzellen im Sinne Kleinenberg's gedeutet werden müssen. Er gelangte zu diesem Ergebniss in der Weise, dass er eine lebende in Seewasser befindliche und vollständig ausgestreckte Actinie mit Osmiumsäure ausspritzte, unter Glycerin mit der Scheere Quer- und Längsschnitte anfertigte und die hierbei erhaltenen Bilder noch weiter durch Zerzupfen und Maceration ergänzte. Kling's Angaben konnten durch unsere Beobachtungen bestätigt und nach verschiedenen Richtungen noch vervollständigt werden.

Beginnen wir unsere Darstellung mit der Untersuchung eines Längsschnittes durch den Tentakel von Sagartia oder Tealia (Taf. II, Fig. 6). An einem solchen erscheint das Entoderm aus zwei Lagen zusammengesetzt, 1) aus einer Muskellamelle (m), und 2) aus einer einfachen Lage cylindrischer Epithelzellen. Die Muskelfasern sind quer durchschnitten, da sie eine Ringlage bilden und demnach die longitudinalen ektodermalen Muskelfasern rechtwinklig kreuzen. Wie diese der Aussenseite der Stützlamelle, so haften jene ihrer Innenseite an.

Die Maceration des Entoderms gelingt leicht, wenn man ein Thier — wir benutzten dazu Sagartia parasitica — 5 Minuten lang mit der Osmium-Essigsäure ausspritzt oder wenn man abgeschnittene Tentakel für sich einlegt. Bei Vornahme der Untersuchung präparire man dann das Ektoderm vom Tentakel ab, öffne diesen mit einer Scheere der Länge nach und streife nun das Entoderm von der Stützlamelle ab, wobei sich gewöhnlich schon einzelne Zellen ablösen. Durch weiteres Zerzupfen oder durch Klopfen auf das Deckgläschen erhält man leicht zahlreiche isolirte Zellen, deren freies Ende halbkuglig abgerundet ist und eine gewöhnlich gut erhaltene sehr lange und einfache Geissel, nicht deren mehrere, wie Heider angibt, trägt (Taf. VI, Fig. 11 α u. β). Dadurch unterscheiden sich durchweg die Entodermzellen von den mit vielen und etwas kürzeren Flimmern versehenen

Zellen des Ektoderms. An ihrer Basis erweitert sich die Entodermzelle etwas und verbindet sich hier innig mit einem schmalen, mässig langen Muskelfaden, der rechtwinklig zu ihr verläuft. Der glänzende und glatte Muskelfaden setzt sich scharf von dem feinkörnigen Protoplasma seiner Mutterzelle ab. Die Form der letzteren wird übrigens durch den Contractionszustand des Tentakels in hohem Maasse beeinflusst. Während die Zelle bei erschlafftem Tentakel einen niedrigen Cylinder darstellt (Taf. VI, Fig. 11 α), gewinnt sie bei starker Contraction desselben (Taf. VI, 11 β) um das 2 bis 3fache an Länge und wird zu einem feinen Faden ausgezogen, der einerseits nach dem geisseltragenden Ende zu keulenförmig verdickt und mit der Hauptmasse des Protoplasma und mit dem Kern beladen ist, andererseits an der Basis wiederum sich verbreitert, um sich an den Muskelfaden anzusetzen.

Ausser den Epithelmuskelzellen, welche die Hauptmasse des Entoderms bilden, kommen in diesem noch 2 weitere Elemente theils nervöser theils drüsiger Natur vor, auf deren Beschaffenheit wir an einer späteren Stelle zurückkommen werden. Dagegen sei hier noch zweier histologischer Befunde gedacht, von denen der eine an macerirten Tentakeln von Sagartia, der andere an Schnitten von Tealia gewonnen wurde.

Bei Sagartia kann man die Epithelmuskellamelle, wenn die Maceration nicht zu weit vorgeschritten ist, von der Stützsubstanz als ein dünnes Häutchen abheben und auf dem Objectträger vorsichtig ausbreiten, wobei man sich wieder überzeugt, dass die parallel angeordneten Muskelfasern von geringer Länge sind und je einer Epithelzelle angehören. Wenn nun an 2 entgegengesetzten Enden mit 2 Nadeln oder mit einem Pinsel ein Zug an der Lamelle ausgeübt wird, so kann man den Zusammenhang der Epithelmuskelzellen etwas lockern der Art, dass zwischen ihnen kleine Lücken entstehen. Bei sorgfältiger Durchmusterung der so gewonnenen Präparate gewahrt man hie und da einzelne oder zahlreichere feine Fibrillen, welche meist rechtwinklig zur Richtung der Muskelfasern die Lücken durchziehen. Sie sind viel feiner als die Muskelfibrillen und sehr dehnbar, was schon daraus hervorgeht, dass sie sich auch in den grösseren durch Zug entstandenen Lücken ausspannen ohne zerrissen zu sein.

Ferner zeigten uns Längsschnitte durch den Tentakel von Tealia (Taf. II, Fig. 6), dass stellenweise an der Basis der langgestreckten Epithelmuskelzellen über der Musculatur (m) ein dünner Zug feiner Fibrillen (n) verläuft und dass in diesem zu-

weilen auch einzelne Kerne auftreten. Das Bild ähnelt in mancher Beziehung einem Durchschnitt durch das Ektoderm (Taf. III, Fig. 5); der dünne Fibrillenzug (n) würde der Nervenfaserschicht (n) entsprechen, er unterscheidet sich von ihr nur durch seine grössere Zartheit und dadurch, dass er nicht überall gleichmässig im Entoderm entwickelt ist. Dass wir es in beiden Befunden mit entodermalen Nervenfibrillen zu thun haben, wird aus weiteren Beobachtungen, die uns andere Körperstellen geliefert haben, mit noch grösserer Sicherheit hervorgehen.

Die vom Geisselepithel ausgekleidete Höhlung des Tentakels communicirt theils nach abwärts durch eine weite Oeffnung mit dem coelenterischen Hohlraumsystem des Körpers, theils besitzt sie noch eine kleinere Nebenöffnung, welche direct nach Aussen führt. Schon den älteren Bearbeitern der Actinien-Anatomie war dies bekannt. Delle Chiaje (8 p. 232) beobachtete, dass an den Spitzen der Tentakeln Wasser in den Körper aufgenommen und auch wieder ausgestossen werden könne, und auch Rapp (36 p. 46) bemerkte, dass eine kleine Oeffnung vorhanden sei. Der Widerspruch von Quatrefages (35 p. 96 Anm.), der die beschriebenen Löcher für künstlich und gewaltsam erzeugte Rissstellen glaubte erklären zu müssen, fand bei späteren Forschern, die sich mit den Actinien am eingehendsten beschäftigt haben, wie Hollard (22 p. 269), Gosse (18 p. 19), Milne Edwards (32 p. 17), Contarini (11 p. 15) keine Zustimmung. „Dass die Tentakeln an ihrer Spitze durchbohrt sind" bemerkt Gosse „ist sicher" und er führt als Ausnahmen nur solche Actinien an, die einen knopfförmigen Anhang an dem Tentakelende besitzen wie Corynactis und Caryophyllia. Zuletzt hat auch Heider bei Beobachtung mit der Lupe sich von der Existenz einer feinen Oeffnung überzeugt. Den sichersten Beweis für die Richtigkeit der alten Angabe Rapp's haben wir selbst jetzt dadurch erhalten, dass wir Längsschnitte durch das in Glycerinleim eingebettete Tentakelende von Anthea und Sagartia anfertigten. An solchen sahen wir die Wandung von einer engen Oeffnung durchbohrt, an welcher Ektoderm und Entoderm continuirlich in einander übergingen. Ferner zeigten uns die Schnitte, dass ein besonderer Sphincter, welchen Hollard und Gosse glaubten annehmen zu müssen, nicht vorhanden ist.

Die Bedeutung der Tentakelporen wird sofort klar, wenn man die Lebenserscheinungen der Actinien beachtet. Bei den plötzlichen und gewaltsamen Contractionen des Körpers und nament-

lich der Tentakeln wird die in letzteren enthaltene Flüssigkeit durch sie nach Aussen entleert. Wenn man eine Actinie rasch aus dem Wasser entfernt, kann man oft, wie dies auch von vielen Forschern berichtet wird, die Flüssigkeit in dünnen Strahlen aus den Tentakelporen mit Gewalt herausspritzen sehen. Ob auf demselben Wege auch Seewasser in das Körperinnere wieder aufgenommen werden kann, ist zwar wahrscheinlich, aber noch nicht durch Beobachtung nachgewiesen worden.

Beim Uebergang der Tentakeln in die Mundscheibe behält das Entoderm seinen Character bei und wird vorwiegend von Epithelmuskelzellen gebildet, die zu den ektodermalen Radialmuskeln antagonistisch wirken, da ihre Faserrichtung eine circuläre, die Mundöffnung umkreisende, ist. Im Allgemeinen ist hier die entodermale Musculatur etwas stärker als an den Tentakeln; die Oberfläche der Stützlamelle hat sich nämlich in kleinere und grössere Falten erhoben, deren beide Seiten von Muskelfasern bedeckt sind.

Zum Schluss unserer Beschreibung des Entoderms bleibt uns noch ein eigenthümliches Verhalten hervorzuheben, durch welches sich die Epithelmuskelzellen mancher Actinien auszeichnen. Unter den von uns untersuchten Arten kommen bei Anthea cereus, Anthea cinerea und Adamsia diaphana fast in allen Epithelmuskelzellen kleine rundliche Körper vor, welche entweder gelb oder bräunlich gefärbt sind. Da nach unserer Ansicht die fraglichen Körper keine normalen Bestandtheile der Actiniengewebe, sondern parasitische Organismen sind, so haben wir sie in der Schilderung bisher übergangen, und wollen sie jetzt noch in einem besonderen Abschnitt besprechen als:

Die gelben Zellen im Körper der Actinien.

Durchschnitte durch die Tentakeln (Taf. III, Fig. 5) oder die Mundscheibe von Anthea etc. verglichen mit den Befunden, welche von Sagartia und Tealia (Taf. II, Fig. 6) geschildert wurden, bieten einen sehr fremdartigen Anblick dar; von einer Zusammensetzung des Entoderms (en) aus cylindrischen Zellen ist wenig zu bemerken, vielmehr scheint es, als liege an der Innenseite der Stützlamelle eine continuirliche Protoplasmalage, die einzelne kleine Kerne einschliesst und nach Innen mit Flimmern bedeckt ist. Was aber den fremdartigen Anblick hauptsächlich veranlasst, das sind die gefärbten Körper (y), welche das ganze Entoderm von

der Muskellamelle bis zur flimmernden Innenfläche dicht erfüllen und die Zellengrenzen fast vollständig unkenntlich machen.

Die Körper sind kuglig und alle nahezu von gleicher Grösse, indem ihr Durchmesser sich auf 7—10 μ beläuft (Taf. III Fig. 13). Von dem umgebenden Protoplasma setzen sie sich scharf ab, was daher rührt, dass sie von einer deutlich doppelt contourirten hellen glatten Membran umgeben sind. Sie sind leicht zu isoliren (Fig 13, 3), wenn man das Entoderm eines frischen Tentakels in Seewasser ausdrückt, sie behalten alsdann ihre Form bei und bleiben auch noch lange Zeit in der feuchten Kammer ganz unverändert. Ihr Inhalt ist mit zahlreichen kleinen und grossen Körnern versehen, die bei Adamsia diaphana braungelb, bei Anthea mehr gelblichgrün gefärbt sind. Bei Anwendung von Farbstoffen, sei es Carmin oder Haematoxylin, wird ein Kern als kleine gefärbte Stelle zwischen den Pigmentkörnchen sichtbar. Nicht selten sind auch solche Körper aufzufinden, deren Inhalt in 2 Hälften zerfallen ist, welche wie 2 Halbkugeln aneinander liegen (Taf. III Fig. 13, 2) und da wo sie sich gegenseitig berühren, von der sie einhüllenden gemeinsamen Membran sich etwas zurückgezogen haben. Carmin oder Hämatoxylin lassen hier in jeder Hälfte einen kleinen Kern deutlich werden. Die gelben Zellen sind es, welche die Färbung mancher Actinienarten bedingen. Die gelbgrüne Färbung der Anthea, die braune der Adamsia wird nicht durch Farbstoffe im Ektoderm und in der Stützlamelle, sondern einzig und allein durch das mit den kugligen Körpern beladene Entoderm verursacht. Daher sind auch bei anderen Actinien, denen die gefärbten Körper fehlen, so z. B. bei Sagartia parasitica die Tentakeln im ausgedehnten Zustand vollkommen durchscheinend.

Zu den histologischen Elementartheilen des Entoderms stehen die gelben Zellen in einem lockeren Zusammenhang, worüber Macerationspräparate den besten Aufschluss geben. Wie bei Sagartia, isolirt man auch hier wieder durch Zerzupfen zahlreiche mit je einer Muskelfaser verbundene Entodermzellen, welche den von Sagartia beschriebenen zum kleineren Theil gleichen, zum grösseren Theil aber in ihrer Form, je nachdem sie mehr oder weniger gelbe Zellen einschliessen, modificirt sind. Die Modifikation ist geringfügig bei der Gegenwart von nur einem gefärbten Körper (Taf. III Fig 13, 5); wenn deren aber drei oder mehr vorhanden sind, dann hat die Epithelmuskelzelle ihre ursprüngliche Gestalt ganz verloren (Fig. 13, 1, 6); sie ist bedeutend vergrössert, gleichsam aufgebläht; ihr Protoplasma bildet nur noch dünne Scheidewände

um die gedrängt aneinanderstossenden gelben Körper, welche in Folge dessen auch leicht aus den dünnwandigen Vacuolen, in denen sie liegen, bei der Maceration herausfallen. Derartige Zellen sind schwer vollständig zu isoliren. Gewöhnlich erhält man nur Trümmer (Fig. 13, 1) von ihnen in Gestalt eines protoplasmatischen Gerüstes, dessen glatter Endfläche eine Geissel aufsitzt und dessen Vacuolen zum Theil mit gelben Zellen erfüllt, zum Theil durch den Ausfall derselben entleert sind.

Welche Bedeutung kommt nun den so auffällig beschaffenen Bildungen im Organismus der Actinien zu? Heider (21 p. 385), welcher sie gleichfalls bei Sagartia troglodytes beobachtet hat, nennt sie Pigmentkörner, vergleicht sie den von Kleinenberg im Entoderm von Hydra aufgefundenen Concretionen und lässt sie wie diese zu der Nahrungsaufnahme in Beziehung stehen. Er beschreibt sie als runde, meist mit doppeltem scharfem Contour und grobkörnigem dunkelbraunem Inhalt versehene Körper. Mit Heider's Deutung lässt es sich nicht vereinbaren, dass die fraglichen Gebilde eine eigene Membran und einen eigenen Kern besitzen und sich sogar durch Theilung vermehren, wie man aus dem Vorkommen zweier gekernter Hälften in einer gemeinsamen Hülle schliessen kann. Alles dies rief bei ihrer Untersuchung schon früh in uns den Gedanken wach, es möchten die gelben Zellen überhaupt nicht normale Bestandtheile der Epithelmuskelzellen, sondern eingewanderte und dann üppig gedeihende parasitische Bildungen sein. Zu Gunsten dieser Ansicht scheinen uns noch folgende drei Punkte zu sprechen, auf die wir bei weiterem Nachdenken aufmerksam wurden: 1. das Verhalten der gelben Zellen ausserhalb des Körpers, 2. ihre Verbreitungsweise bei den Actinien, 3. ihre Aehnlichkeit mit den gelben Zellen der Radiolarien.

Zum ersten Punkt ist zu bemerken, dass die gelben Zellen sich auch im Schleime finden, welcher von den Actinien reichlich, namentlich wenn sie in Aquarien unter ungünstigen Verhältnissen sind, abgeschieden wird. In den Schleimfetzen leben sie nicht allein unversehrt weiter, sondern sie scheinen sich sogar durch Theilung noch weiter zu vermehren. Wenigstens beobachtet man jetzt häufiger, dass von einer gemeinsamen Hülle zwei Hälften eingeschlossen werden. Das Gleiche tritt ein, wenn Actinien absterben. Während die Epithelmuskel-Zellen zerfallen, bleiben von dem Auflösungsprozess die in ihnen enthaltenen Körper ganz unberührt; das würde bei Concretionen oder Pigmentkörnern, überhaupt bei

derartigen Zellproducten wohl schwerlich der Fall sein. Ein Versuch, die gelben Zellen zu cultiviren, misslang uns, wobei freilich zu berücksichtigen ist, dass wir mit dem Nachweis des Nervensystems vollauf beschäftigt, dem uns ferner liegenden Gegenstand weniger Aufmerksamkeit schenken konnten.

Von Wichtigkeit ist zweitens die Art und Weise, wie die gelben Zellen bei den Actinien verbreitet sind. Wir untersuchten darauf die verschiedensten Arten, deren wir habhaft werden konnten, und kamen so zu dem folgenden Ergebniss: Bei Anthea cereus, Anth. cinerea, Adamsia diaphana und bei Actinia aurantiaca ist das gesammte Entoderm von den Tentakelspitzen bis zur Fussscheibe, mit Ausnahme weniger Stellen, die bei der Besprechung der Septen noch namhaft gemacht werden sollen, dicht angefüllt von den rundlichen Körpern, die entweder von einer gelbgrünlichen oder bei andern Arten von einer gelbbraunen Farbe sind. Den genannten Actinien schliesst sich nach den Angaben von Heider Sagartia troglodytes an, bei welcher ebenfalls jede Entodermzelle, wie unser Autor bemerkt, in grösserer oder geringerer Menge runde Pigmentkörner enthält, über deren Identität mit den von uns für parasitisch gehaltenen Elementen kein Zweifel bestehen kann. Bei andern Fleischpolypen, man erkennt dies schon häufig an der Durchsichtigkeit ihrer Tentakel, wurden die gefärbten Körper vermisst, bei Actinia mesembryanthemum, Tealia crassicornis, Actinoloba dianthus, Edwardsia und 2 Cerianthusarten. Auch Sagartia parasitica können wir hierher rechnen. Denn bei einigen Exemplaren, die wir auf Querschnitten untersuchten, stiessen uns nur hier und da ganz sporadisch im Entoderm einige braun pigmentirte Körper auf. Die nachgewiesene Verbreitungsweise scheint uns wenig dafür zu sprechen, dass die gelben Zellen normale Bestandtheile der Actiniengewebe sind. Wie käme es sonst, dass sie bei einzelnen Arten im ganzen Entoderm verbreitet sind, bei andern nahe verwandten Arten ganz fehlen, oder was noch unerklärlicher ist, nur ganz sporadisch aufgefunden werden. Dagegen sind dies Erscheinungen, welche bei der Verbreitung parasitischer Organismen ganz gewöhnlich zur Beobachtung gelangen. Bekanntlich geben von nahe verwandten Thier-Arten einige eine günstige Wohnstätte für fremde Eindringlinge ab, während andere wieder aus geringfügigen und schwer fest zu stellenden Ursachen gegen dieselben Immunität besitzen.

Bei der Beantwortung der von uns aufgeworfenen Frage kommt endlich noch der dritte Punkt in Betracht, dass die ge-

färbten Körper der Actinien den gelben Zellen der Radiolarien zum Verwechseln ähnlich sind. Die letzteren haben ja ebenfalls eine feste Membran, einen gelbgefärbten, protoplasmatischen Inhalt und in diesem einen runden, homogenen Kern, sie erreichen einen Durchmesser von 8—12 μ, vermehren sich, wie häufig zu sehen ist, durch Quertheilung und bleiben wohl erhalten, wenn das Radiolar abstirbt und zerfällt. Wegen dieser Eigenschaften erklärte schon Cienkowsky wohl mit Recht die gelben Zellen der Radiolarien für niederste pflanzliche Parasiten und er unterstützte seine Ansicht auch noch durch die Beobachtung, dass die gelben Zellen, wenn sie auf dem Objectträger in der feuchten Kammer gezüchtet werden, ihre Hülle nach einiger Zeit verlassen und in einen amöboiden Zustand übergehen.

Wenn wir jetzt zur Beurtheilung der gelben Zellen der Actinien alle angeführten Verhältnisse abwägen, das Vorhandensein einer doppelt contourirten resistenten Membran um den mit Pigmentkörnchen versehenen protoplasmatischen Inhalt, das Vorkommen eines tingirbaren Kerns, ihre Vermehrungsweise durch Zweitheilung, ihre Widerstandskraft beim Zerfall der Actiniengewebe, ihre Vertheilung auf die einzelnen Arten, endlich ihre Aehnlichkeit mit den gelben Zellen der Radiolarien, so scheint uns die Ansicht, dass wir es auch hier mit Parasiten zu thun haben, kaum noch zweifelhaft sein zu können. Von besonderem Interesse ist dann in unserem Fall die Erscheinung, dass die Parasiten der Actinien sich in die Entodermzellen selbst einnisten und obwohl sie dieselben oft in grosser Anzahl erfüllen, ihr Leben und ihre Function nicht zu gefährden scheinen.

Wohin gehören nun aber die gelben Zellen, wenn wir sie näher classificiren sollen? Zur Beantwortung dieser Frage haben wir einige mikrochemische Reactionen vorgenommen, um zu sehen, ob Substanzen vorkommen, die für den pflanzlichen Stoffwechsel characteristisch sind. Dabei gelang es uns nicht durch Jodzusatz Stärke nachzuweisen, welche in den gelben Zellen der Radiolarien durch Haeckel aufgefunden worden ist. Um ferner die chemische Beschaffenheit der Membran festzustellen, behandelten wir isolirte runde Körper sowohl mit Chlorzinkjod als auch mit Jodschwefelsäure in der bei den Botanikern üblichen Weise. Die Membran nahm nach einiger Zeit einen bläulichen Schimmer an, eine ganz überzeugende Reaction trat aber nicht ein. Immerhin möchte in Anbetracht der Kleinheit des Objectes und der nicht völlig sicheren Wirkungsweise der beiden Reagentien das

erreichte Resultat schon dafür sprechen, dass die Membran von Cellulose gebildet ist. Die gelben Zellen der Actinien sind daher wahrscheinlich niederste einzellige Algen.

II. Abschnitt.

Das Mauerblatt und die Fussscheibe.

In derselben Weise wie Mundscheibe und Tentakeln anatomisch zusammengehören, zeigen uns auch Mauerblatt und Fussscheibe eine nähere Verwandtschaft in ihrem feineren Bau. Wir besprechen sie daher wieder in einem Abschnitt gemeinsam, verweilen zunächst bei den allgemeinen histologischen Verhältnissen und werden dann zu der getrennten Beschreibung dreier Organe übergehen, die bei manchen Actinien sich am Mauerblatte noch besonders entwickeln, 1) des Rötteken'schen Ringmuskels, 2) der Randsäckchen und 3) der Cinclides.

1) Das Ektoderm. Von den 3 Hauptschichten des Körpers erfährt das Ektoderm, wenn es vom Rand der Mundscheibe auf das Mauerblatt übertritt, in seiner histologischen Structur bedeutende Umbildungen. Während es an den im vorigen Kapitel besprochenen Organen (Taf. III Fig. 5 u. 7) aus einer deutlich unterscheidbaren Epithel- Nerven- und Muskelschicht besteht, wird es vom obern Rand des Mauerblattes an nur einschichtig (Taf. III Fig. 8, Taf. II Fig. 4 u. 5). Es schwinden plötzlich die ektodermalen Muskelfasern und mit ihnen schwindet auf Durchschnitten die Nervenschicht. Damit stimmt auch die Angabe von Heider (21 p. 401) überein, dass dem Mauerblatt die Interbasalsubstanz fehle. Gleichwohl ist es uns an Zerzupfungspräparaten noch gelungen eine Strecke nach abwärts vom Tentakelkranz Züge feiner Nervenfibrillen wahrzunehmen; noch weiter nach der Basis zu war uns auch dieser Nachweis nicht mehr möglich, woraus wir übrigens nicht schliessen möchten, dass Nervenfibrillen hier ganz fehlen. Denn gegen äussere Reize ist auch der untere Theil des Mauerblattes und die Fussscheibe, freilich nur in einem geringen Grade, empfindlich.

Hand in Hand mit der Vereinfachung seiner Schichtenfolge gewinnt das Ektoderm auch einen anderen histologischen Character. Es nehmen die Nessel- und die Sinneszellen, welche am Tentakel und an der Mundscheibe so zahlreich nachgewiesen werden konnten, an Menge ab, dagegen vermehren sich die Flimmer- und Drüsenzellen (d[1]). Erstere können wieder, wenn die Actinien sich stark contrahirt haben, die Gestalt von langen Fasern annehmen, die sich am flimmertragenden Ende, das in Osmiumsäure dunk-

ler geschwärzt ist, verbreitern und an der Basis eine kleine Verdickung zum Ansatz an das Stützblatt darbieten. (Taf. III Fig. 9, 1, 2, 4). Darauf mag es zurückzuführen sein, dass man auf Durchschnitten den Anblick erhält, als ob zwischen Epithel und Stützlamelle eine sehr feine Faserlage sich einschöbe. (Taf. III Fig. 8). Auch Heider gedenkt dieses Bildes als einer feinen senkrechten Strichelung an der Basis der Ektodermzellen.

Die einzelligen Drüsen sind je nach der Höhe des Epithels bald becherförmige, bald langgestreckte, nach der Peripherie kolbenartig verdickte Elemente, die überall vertheilt, hie und da massenhafter angehäuft sind. (Taf. II Fig. 5, Taf. III Fig. 8 d, Fig. 9 3). Sie umschliessen geringe Reste von feinkörnigem Protoplasma und eine glasartig durchscheinende Substanz. Sie liefern den Schleim, der bei allen Actinien, namentlich nach vorausgegangener Reizung, die Oberfläche überzieht und sich in Fetzen abstreifen lässt. Auf Durchschnitten erscheinen die Schleimdrüsen als helle Räume zwischen den dunkleren fadenartigen Flimmerzellen, bei Haematoxylinfärbung werden sie blau tingirt.

2) Das Mesoderm. Das Mesoderm erreicht am Mauerblatt und an der Fussscheibe seine bedeutendste Dicke. Namentlich gilt das für Sagartia parasitica, bei welcher die genannten Theile eine lederartige Consistenz gewinnen. Bei Betrachtung dünner Flächenschnitte sieht man wieder das Mesoderm aus zahlreichen Lagen von Fibrillen bestehen, die in jeder Lage parallel angeordnet sind und sich abwechselnd unter rechtem Winkel kreuzend bald longitudinal bald quer verlaufen. Dabei verflechten sie sich so innig, dass es nicht möglich ist die Stützlamelle in feine Häutchen zu zerzupfen. Die zahlreich vorhandenen Bindegewebszellen sind bei Sagartia parasitica, namentlich nach der Oberfläche zu, mit einzelnen Pigmentkörnchen erfüllt, und rührt daher die braune Färbung, welche dem Mauerblatt und der Fussscheibe dieser Art zukommt. Nach der Körperhöhle zu ist die Stützlamelle in zahlreiche theils niedere theils höhere Falten erhoben, von denen die letzteren noch mit secundären Fältchen besetzt sein können (Taf. III Fig. 18). Die Falten verlaufen am Mauerblatt und an der Fussscheibe circulär. Heider, der dieselben gleichfalls abbildet und beschreibt, lässt es dahin gestellt, in wie weit sie auf Rechnung der Contraction des Thieres zu setzen seien. Da wir indessen die Faltung auch an ganz erschlafften Sagartien aufgefunden haben, kann es nicht zweifelhaft sein, dass hier eine normale und nicht un-

bedeutende Oberflächenvergrösserung der inneren Mesodermwand vorliegt.

3) Das Entoderm. Die Faltenbildung der Stützlamelle steht in Zusammenhang mit der Entwickelung des Entoderms, welches im Ganzen denselben Bau wie an den Tentakeln und der Mundscheibe aufweist und neben Drüsenzellen vorwiegend von Epithelmuskelzellen gebildet wird. Die letzteren sind bei Anthea, Adamsia etc. mit den gelben parasitischen Zellen wieder dicht beladen. Die glatten Muskelfasern, die wir durch Maceration auch hier im Zusammenhang mit Epithelzellen dargestellt haben, liegen in einfacher Schicht den Faltenblättern der Stützlamelle auf, durch deren Entwicklung für ihre Anbildung mehr Raum geschaffen worden ist, und verlaufen circulär in gleicher Richtung mit ihnen. Man durchschneidet daher die Muskelfasern (m) der Quere nach, wenn man Längsschnitte durch das Mauerblatt und Radialschnitte durch die Fussscheibe anfertigt.

Ueber den Bau der Muskulatur von Mauerblatt und Fussscheibe haben ältere Forscher wie Milne Edwards, Hollard, Gosse etc. keine richtigen Vorstellungen gehabt, was auch nicht möglich war, so lange ihnen die Existenz einer Stützlamelle im Körper der Actinien unbekannt blieb; sie Alle sprechen irriger Weise von 2 Muskellagen, einer äusseren transversalen und einer inneren longitudinalen. Schneider und Rötteken (38) haben zuerst die richtige Angabe gemacht, dass im Fussblatt und in der Leibeswand ausschliesslich Ringfasern verlaufen. Heider (21 p. 401, 406) gedenkt in seiner Arbeit nur der Muskulatur des Mauerblattes, stellt dagegen mit Unrecht die Gegenwart einer solchen an der Fussscheibe in Abrede; ferner geben seine Figuren in das Verhältniss der entodermalen Muskulatur zu dem Ansatz der Septen keinen vollständigen Einblick. Nach Heider scheint es, als ob die Ringmuskulatur unter dem Ansatz der Septen sich ungestört weiter fortsetze. A priori sollte man gerade das Gegentheil erwarten, da wie auch Heider's Ansicht ist, die Septen Fortsetzungen vom Mesoderm und Entoderm der Körperwandungen sind. Man sollte daher erwarten, dass am Ansatz eines jeden Septum die entodermale Muskulatur unterbrochen und in so viel Streifen als Septen vorhanden sind, zerlegt sei. Weder das eine noch das andere entspricht den wirklichen Verhältnissen vollständig. Wenn man die Körperwand gerade am Ansatz eines Septum in longitudinaler Richtung durchschneidet (Taf. III Fig. 1), so gewahrt man, dass das Mesoderm der Körperwand (M) und der Septen (S) in

einander übergehen. Dabei fallen stärkere Züge von Bindegewebs-Fasern auf, welche radial die Körperwand durchsetzend in die Septen hineinstrahlen. Der mesodermale Zusammenhang ist aber kein allseitiger und vollständiger, da sich in der Stützlamelle der Septen an ihrem Ansatze eine Reihe von kleinen Oeffnungen vorfindet, durch welche die entodermale Muskulatur bündelweise hindurchtritt (m). Die Mitte der Bündel wird vom Protoplasma der Muskelzellen mit ihren Kernen eingenommen, in der Peripherie liegen die querdurchschnittenen Muskelfasern. Durch eine derartige Durchwachsung wird ein doppelter Zusammenhang ermöglicht, einmal der einzelnen Abschnitte der entodermalen Ringmuskulatur und zweitens des Mesoderms der Septen und der Körperwand. Dem entsprechend fallen auch die Bilder von Schnitten senkrecht zum Ansatz der Septen verschieden aus (Taf. III Fig. 4); bald sieht man die Septen von der Körperwand durch die Ringmuskulatur getrennt, bald die Ringmuskulatur durch die Stützlamelle der Septen in ihrer Continuität unterbrochen.

Bei einer wie es scheint kleinen Anzahl von Actinien erfährt die entodermale Muskulatur an einer beschränkten Stelle eine ganz aussergewöhnlich mächtige Entwicklung und es entsteht so ein besonderes Organ, zu dessen Beschreibung wir jetzt übergehen wollen.

Der Rötteken'sche Ringmuskel.

In der vorläufigen Mittheilung von Schneider und Rötteken (38) findet sich die kurze Bemerkung, dass „bei einer Anzahl von Actinien sich unterhalb des Peristoms die Ringfasern zu einem starken Ringmuskel anhäufen, der entweder als diffuser Ringmuskel ganz in der Leibeswand eingebettet ist, oder als vorspringender Ringmuskel nach Innen als ein Wulst in die Kammern vorragt.“ Durch die Freundlichkeit des Herrn Rötteken erhielten wir Gelegenheit uns auch mit diesen beiden Bildungen bei Tealia und bei Actinoloba bekannt zu machen.

Bei Tealia (Taf. II Fig. 7 r) springt, wie man an einem Längsschnitt durch ein ganzes Thier schon ohne Vergrösserung sehen kann, ein starker Wulst vom Mauerblatt in den coelenterischen Hohlraum vor und bildet um diesen in geringer Entfernung unterhalb der Tentakeln einen geschlossenen Ring, der die Ansatzstellen aller einzelnen Septen durchbohrt. Bei starker Vergrösserung untersucht, zeigt uns der Querschnitt durch den Ringwulst, der nur längs eines schmalen Streifens mit dem Mauerblatt zusammenhängt, ein

sehr zierliches Bild (Taf. II Fig. 9). Seine Mitte wird durch einen Bindegewebsstrang (s) eingenommen, der sich mittelst einer dünnen Leiste an die Stützlamelle des Mauerblattes ansetzt. Von der Oberfläche des Bindegewebsstranges entspringen nach allen Seiten äusserst dünne aber hohe Bindegewebsblätter, die auf ihren beiden Seiten wieder mit secundären und tertiären Blättchen besetzt sind und sich insgesammt wie die Blätter eines Buches dicht aneinanderlegen. Auf ihrer Oberfläche werden die radiär um eine gemeinsame Axe angeordneten Bindegewebsblätter von Muskelfasern bedeckt, die circulär in der Richtung des Ringwulstes verlaufen und auf dem Querschnitt als glänzende Körnchen zu beiden Seiten der Stützlamellen gesehen werden. Auf seiner freien Fläche wird der so complicirt gebaute Wulst vom entodermalen Epithel glatt überzogen, von jenen Stellen abgesehen, wo er durch die Septen hindurchtritt. Hier fehlt der epitheliale Ueberzug und es gehen die Stützblätter der Muskulatur an ihren freien Enden continuirlich in die bindegewebige Stützlamelle der Septen über. Um die Schilderung zu vervollständigen ist noch hervorzuheben, dass in dem centralen Bindegewebsstrang an einzelnen Stellen noch Bündel von Muskelfasern eingebettet sind, die in ähnlicher Weise wie am Tentakel von Tealia von der epithelialen Oberfläche ausgeschieden und mesodermal geworden sind. Der soeben beschriebene Muskel gehört dem System der entodermalen Ringmuskulatur an; er ist ein kleiner Theil derselben, welcher sich nach dem schon mehrfach wahrgenommenen Princip durch Faltenbildung mächtig entwickelt hat und zu einem besonders unterscheidbaren Organe geworden ist. Seine Function aber beruht darin, über die sensiblen Theile des Actinienkörpers, über die Mundscheibe und die Tentakeln, wenn sie bei Beunruhigung des Thieres eingeschlagen werden, noch das derbere Mauerblatt schützend zusammenzuziehen.

Denselben Zwecken dient der von Rötteken gleichfalls zuerst beobachtete diffuse Ringmuskel der Leibeswand, den wir bei Actinoloba Dianthus untersucht haben. Auch hier kann man schon mit unbewaffnetem Auge auf Längsschnitten eine verdickte Stelle in der Leibeswand (Taf. II Fig. 1 r) in einiger Entfernung ausserhalb des Tentakelkranzes bemerken. Dieselbe zeigt aber bei genauerer Untersuchung einen anderen Bau als bei Tealia (Taf. II Fig. 11); sie besteht aus einem Stroma von stärkeren und schwächeren Bindegewebsbalken, die zu einem Netzwerk in der Art verbunden sind, dass die stärkeren Balken senkrecht zur

Oberfläche der Stützlamelle verlaufen und durch die dünneren Querbälkchen in unregelmässiger Weise zusammenhängen. Die Lücken des Netzwerkes werden von der Muskulatur ausgefüllt. Ueberall sieht man dem bindegewebigen Gerüste glänzende Körner, die durchschnittenen circulär verlaufenden Muskelfasern, anliegen, und nach Innen von ihnen bemerkt man eine körnige Substanz, in welcher bei dem schlechten Erhaltungsgrad des Untersuchungsobjectes besondere Muskelkerne nicht mehr zu erkennen waren. Das Bindegewebsnetz wird, wie überhaupt die Stützsubstanz von Actinoloba, von ziemlich derben und starken Fasern gebildet. Der Name diffuser Ringmuskel der Leibeswand ist für die ganze Bildung nicht unpassend gewählt worden. Es hat hier ein ähnlicher Process wie bei Tealia stattgefunden; während aber bei letzterer die Ringmuskulatur in ihrer oberflächlichen Lage zum grossen Theil verblieben ist, hat sie sich bei Dianthus von der Oberfläche bei dem Einfaltungprocess abgeschnürt und ist — wir sahen dasselbe schon am Tentakel von Tealia eintreten — in die Stützsubstanz des Mauerblattes hineingewuchert, mit einem Wort, der stark entwickelte dem Entoderm entstammende Ringmuskel von Actinoloba ist mesodermal geworden.

Bei den anderen von uns untersuchten Actinienarten war ein besonderer Ringmuskel nicht vorhanden; in wiefern er sonst noch verbreitet ist, wäre von Interesse zu wissen, da sich vielleicht die Einrichtung in systematischer Hinsicht verwerthen lässt.

Die Randsäckchen. Bourses marginales (Hollard.).

Ein zweites Organ, welches nur einer kleinen Anzahl von Actinien zukömmt, sind die Randsäckchen, welche im oberen Theil des Mauerblattes, dicht unter dem äusseren Kranz der Tentakeln, einen Kreis von kleinen kugligen Hervorragungen bilden. Am besten bekannt sind dieselben von der weit verbreiteten Actinia mesembryanthemum, bei welcher sie durch eine lebhafte blaue Farbe sofort in die Augen fallen. Wohl wegen dieses Umstandes namentlich haben sie schon öfters das Interesse der Naturforscher auf sich gezogen, sind öfters der Gegenstand besonderer Untersuchungen geworden und haben hierdurch und durch die verschiedenen Deutungen, welche ihnen zu Theil geworden sind, eine gewisse Rolle in der Actinienliteratur gespielt.

Während Rapp (36 p. 52) in seiner mehrfach citirten Abhandlung sich auf die einfache Bemerkung beschränkt, dass bei Actinia mesembryanthemum am Rand der Scheibe ein Kreis von

hellblauen Knöpfchen angebracht ist, haben Milne Edwards und Haime (32 p. 239—240) zum ersten Male eine genauere Untersuchung angestellt und gefunden, dass die Knöpfchen kleine Säckchen sind, welche mit den Interseptalräumen communiciren und durch zahlreiche Nesselzellen von zweierlei Art ausgezeichnet sind, von welchen die einen einen Spiralfaden, die andern nur eine Längslinie in ihrem Innern erkennen lassen. Sie nennen die Gebilde bourses chromatophores oder tubercules calicinaux. Hollard (22 p. 272) widmet ihnen darauf in seiner Monographie einen besondern Abschnitt, gibt ihnen den später gebräuchlich gewordenen Namen bourses marginales und findet gleichfalls ihr Hauptcharacteristicum in der beträchtlichen Entwicklung der Nesselkapseln. Dabei wirft er die Frage nach der Function der Organe auf und spricht selbst die Vermuthung aus, dass die bourses marginales bei ihrer peripheren Lage, ihrer lebhaften Färbung, dem Volumen und der grossen Durchsichtigkeit ihrer Kapseln „eine physiologische Beziehung zu der Wirkung des Lichtes“ haben möchten. Auch Gosse (18 p. 171) ist der Ansicht, dass ihnen ohne Zweifel irgend eine wichtige Function zukommen müsse, hält sie aber wegen ihres Reichthums an Nesselzellen eher für Schutzorgane, welche den Mangel der Acontien zu ersetzen bestimmt sind.

Die Vermuthung Hollard's schien sich in der Neuzeit durch 3 Arbeiten bewahrheiten zu sollen. In der vorläufigen Mittheilung von Schneider und Rötteken (38) wird uns berichtet, dass die sogenannten Bourses marginales unzweifelhaft Sinnesorgane und zwar zusammengesetzte Augen sind, dass sie den Bau einer Retina besitzen und folgende Schichten unterscheiden lassen: 1) zu äusserst eine Cuticularschicht, welche durch zahlreiche Porenkanäle in Stäbchen zerfällt; 2) eine Schicht stark lichtbrechender Kugeln, die man als Linsen betrachten kann; 3) Zapfen, bestehend aus hohlen, stark lichtbrechenden, quergestreiften, an den Enden abgerundeten Cylindern oder Prismen, die man früher wahrscheinlich mit Nesselkapseln verwechselt hat; 4) eine körnig-faserige Schicht, welche noch die Zwischenräume der Zapfen ausfüllt; 5) eine durch Carmin sich tief färbende Schicht, welche zahlreiche äusserst feine Fasern und spindelförmige Zellen, wahrscheinlich Nervenfasern und Nervenzellen enthält; 6) die Muskelschicht; 7) das Endothel. Bald darauf erschien Dana's Werk (12 p. 39) über Corallen, in welchem die Bourses marginales als eine Reihe von Augen bezeichnet werden, welche nach aussen von den Tentakeln wie ein Halsband um den Körper herumgelegt und mit Kry-

stalllinsen und einem Nervus opticus versehen sind, welcher letztere freilich isolirt und nicht mit einem Nervenring wie bei den höheren Cölenteraten verbunden ist. Und wieder ein Jahr später erfuhren alle diese Angaben eine Bestätigung und eine Erweiterung durch den Engländer Duncan (15), der bei den Actinien auch ein Nervensystem glaubte aufgefunden zu haben. Bei der Lectüre seiner kurzen Abhandlung ist es selbst für den Sachverständigen schwer sich eine Vorstellung davon zu machen, was für Bilder Duncan gesehen hat, so unverständlich ist seine Beschreibung und so schlecht sind seine auf 2 Tafeln beigefügten Abbildungen. Den Nesselkapseln früherer Autoren, den Zapfen Rötteken's, legt er den Namen der Rötteken'schen Körperchen bei und unterscheidet ausserdem noch dem Franzosen Haime zu Ehren besondere Haime'sche Körperchen, die nach unserer Ansicht nichts Anderes als die Drüsenzellen sein können. Die Bedeutung der Schleim- und Nesselzellen, der Haime'schen und Rötteken'schen Körperchen, findet Duncan zuletzt darin, dass sie wegen ihrer besonderen Structureigenthümlichkeiten den Actinien die Lichteindrücke vermitteln helfen.

Indessen sollten die Bourses marginales sich nur wenige Jahre in ihrer Stellung als Sehorgane behaupten. Denn alsbald erschienen 2 Berichtigungen von Ludwig und von Korotneff. Ludwig (31) erbrachte in den Göttinger gelehrten Nachrichten den Nachweis, dass „die in Stäbchen zerfallene Cuticularschicht" Flimmerhaare, die „Zapfen" in Wirklichkeit nichts Anderes als Nesselkapseln, die Nervenfasern und Nervenzellen aber das fibrilläre Bindegewebe der Stützlamelle sind. Er selbst erblickt in den Bourses marginales nur unvollständig ausgebildete Tentakeln. Fast gleichzeitig mit Ludwig unterwarf Korotneff (26) das „Auge der Actinien" einer histologischen Untersuchung und deckte den hier begangenen Irrthum auf. Nach seinen Untersuchungen hätten wir in den Randsäckchen der Actinien besondere Tastorgane vor uns. Korotneff isolirte die histologischen Elemente nach vorausgegangener Behandlung mit Osmiumsäure und erhielt hierbei Ergebnisse, welche den Bau des Integumentes an dieser Stelle wesentlich anders erscheinen lassen, als wir ihn an andern Körpertheilen beschrieben haben. Er unterscheidet an den Bourses marginales ausser den Nesselkapseln mit ihren Kernen 1) senkrecht zur Oberfläche verlaufende Fibrillen, die glatt und glänzend sind und peripher mit einem Tasthaar zusammenhängen, und 2) spindelförmige Zellen, die theils zwischen den Nesselkap-

seln, theils basalwärts von ihnen liegen, hüllenlos sind und mit den Fibrillen sich in der Weise verbinden, dass sich zwei bis drei je einer Fibrille anschmiegen. Hierzu bemerkt Korotneff, dass die Gegenwart einer Tastborste, welche die Aufnahme eines Eindruckes erleichtert, einer Zelle, welche nach ihrer Lage einer Ganglienzelle verglichen werden kann, und einer Fibrille, welche die beiden Bildungen vereint, auf jeden Fall beweise, dass wir ein Sinnesorgan und zwar ein Tastorgan vor uns hätten.

So weit der letzte Beobachter der Bourses marginales der Actinien. Ist nun der histologische Befund, wie ihn Korotneff darstellt, ein richtiger? ist wirklich das Ektoderm hier so wesentlich anders gebaut als an andern Körperstellen? Wir müssen dies in Abrede stellen! Zwar haben wir selbst die Organe, die in der Actinienliteratur so viel Verwirrung angeregt haben, bei Actinia mesembryanthemum nicht untersucht, wohl aber bei Anthea Cereus, bei welcher gleichfalls am oberen Rande des Mauerblattes kleine Randsäckchen vorkommen (Taf. II Fig. 3 u). Da dieselben hier das gleiche schmutzig grüne Colorit, wie der gesammte Körper besitzen, haben sie sich der Beobachtung Gosse's und anderer Forscher entzogen. Wie der in Taf. II Fig. 10 dargestellte Horizontalschnitt zeigt, bedingen sie kleine knopfförmige Hervorragungen, deren innere Höhlung mit einem Interseptalraum communicirt.

Von den 3 Hauptlagen, welche die Körperwand der Actinien zusammensetzen, haben Entoderm und Mesoderm ihre Beschaffenheit nicht verändert. Die Entodermzellen haben auch hier an ihrer Basis circulär angeordnete Muskelfasern ausgeschieden (Taf. II Fig. 13 m) und bilden so eine Muskellamelle, die mit Unrecht von Korotneff in Abrede gestellt wird. Das Mesoderm (s) mit seinen Bindegewebszellen entspricht, wie schon Ludwig gezeigt hat, der von Rötteken beschriebenen Nervenschicht. Dagegen bietet das Ektoderm (ek) auf der Höhe der Randsäckchen einen veränderten Anblick dar; es ist im Vergleich zur Umgebung beträchtlich verdickt (Taf. II Fig. 10) und an seiner Oberfläche mit Nesselkapseln so dicht beladen, dass eine gewöhnlich dicht an die andere zu liegen kommt. Die Nesselkapseln (c), (die Zapfen des vermeintlichen Actinienauges, Duncan's Rötteken'sche Körperchen), sind senkrecht zur Oberfläche gestellt und von zweierlei Art, wie bereits seit M. Edwards und Haime bekannt ist; die einen (Taf. II Fig. 13 c^1) sind ganz gerade gestreckt, derbwandig und glänzend, die anderen geringer an Zahl

lassen in ihrem Inneren, was bei ersteren nicht der Fall ist, deutlich den aufgewundenen Spiralfaden erkennen (c^2). Die Nesselzellen, in welchen die Kapseln liegen, gehen nach abwärts wie auch sonst in einen feinen Faden über, nach aussen haben sie eine verdickte Cuticula (linsenförmigen Körper) ausgeschieden und tragen auf dieser Haare, welche für eine in Stäbchen zerfallene Cuticularschicht gehalten worden sind. Zweitens unterscheidet sich das Ektoderm der Randsäckchen noch dadurch von seiner Umgebung, dass dicht über der Stützlamelle wieder eine Nervenschicht (Taf. II Fig. 10 u. 13 n) entwickelt ist, die an Durchschnitten zumal von Osmiumpräparaten deutlich erkannt wird. Im Uebrigen aber besitzt das Ektoderm im Wesentlichen denselben Bau, wie anderwärts; es besteht mithin aus langen fadenförmigen Epithelzellen. Dieselben sind von Korotneff als Fibrillen, sowie ihre von körnigem Protoplasma umgebenen Kerne als spindelförmige Ganglienzellen beschrieben worden. Die falschen Bilder von Korotneff, nach denen 2—3 Kerne einer einzigen Fibrille anlagern, sind wohl dadurch entstanden, dass bei der Anwendung von Osmiumsäure schon eine Erhärtung des Epithels eingetreten war und in Folge dessen bei der Isolation nicht mehr vollständige Zellen, sondern verklebte Bruchstücke von mehreren Zellen erhalten wurden.

In der Umgebung der Randsäckchen nimmt das Epithel an Höhe bald ab, die Nesselzellen werden spärlicher und an ihre Stelle treten einzellige, schlauch- oder becherförmige Schleimdrüsen (d), deren Menge so beträchtlich ist, dass eine fast unmittelbar an die andere angrenzt. (Taf. II Fig. 5.)

Welche Bedeutung sollen wir jetzt den so viel discutirten Randsäckchen der Actinien beilegen? Ludwig erklärt sie für unvollständig ausgebildete Tentakeln. Dagegen ist aber einzuwenden, dass die Randsäckchen nicht wie die Tentakeln Ausstülpungen der Mundscheibe, sondern des Mauerblattes sind, dass sie Radialfächern angehören, die schon mit ihrem eigenen Tentakel versehen sind, und dass ihnen endlich ihrer Genese gemäss auch die longitudinalen ektodermalen Muskelfasern fehlen. Sie sind daher morphologische Bildungen eigener Art. Wenn Korotneff dieselben als Tastorgane bezeichnet, so können wir ihm insofern beistimmen, als Sinneszellen, die fähig sind Tasteindrücke zu vermitteln, auch dieser Körperstelle gewiss nicht fehlen werden; aber wir fügen hinzu, dass bei einer solchen Deutung nicht die hauptsächliche Function betont worden ist. Ohne Zweifel besteht der wich-

tigste Character der Randsäckchen in ihrem aussergewöhnlichen Reichthum an Nesselzellen; die Randsäckchen der Actinien sind daher in erster Linie Vertheidigungswaffen, es sind Nesselbatterien, die am Rande des Mauerblattes, zumal wenn die Tentakeln nach einwärts eingeschlagen sind, eine nicht unzweckmässige Lage erhalten haben. Ob sie zu dem Mangel der Acontien in einem Wechselverhältniss bei den Actinien stehen, wie Gosse vermuthet hat, ist ein Punkt, der durch weitere systematische Untersuchungen noch aufzuklären ist. Somit wären wir wieder zur alten, ursprünglichen Deutung von M. Edwards und Gosse zurückgekehrt.

Die Poren des Mauerblattes. Cinclides (Gosse).

Eine dritte Einrichtung am Mauerblatt, welche noch besonders in's Auge gefasst werden soll, sind die gleichfalls nicht überall bei den Actinien auftretenden feinen Poren oder Cinclides, deren erste Erwähnung wir dem Tübinger Zoologen Rapp (36 p. 47) verdanken. Derselbe beobachtete an der Oberfläche des cylindrischen Leibes von Sagartia parasitica (Actinia effoeta) kleine Löcher, aus welchen er beim Drücken des Thieres Fäden, die er für Oviducte hielt, austreten und feine Wasserstrahlen hervorspritzen sah. Später wurden die Poren im Mauerblatt einiger Actinien von Contarini (11 p. 8 u. 20), Agassiz (4 p. 678), Hollard (22 p. 279), Milne Edwards (32 p. 17) wieder kurz erwähnt. Eingehender aber beschäftigte sich mit ihnen zuerst Gosse (18 p. XXV—XXVIII), der ihnen den besonderen Namen Cinclides gab und sie den Spiracula der Insecten verglich. Bei kleinen Exemplaren von Sagartia dianthus und nivea, die er unter dem Mikroskop untersuchen konnte, beobachtete er die Cinclides etwa an jeder vierten Kammer und zwar zu drei bis vier in einer Linie übereinander. Bald waren sie zu einem schmalen Spalt verengt, bald mehr erweitert, und konnte er alsdann hier das Licht durch die Körperwand hindurchscheinen sehen. Bei Reizung des Thieres schnellten 1 oder mehrere Nesselfäden aus den Cinclides hervor. Gegen diese Angaben Gosse's hat indessen der neueste Beobachter der Actinien, Heider (21 p. 405), wieder Zweifel erhoben. Zwar sah er bei der von ihm untersuchten Sagartia troglodytes, wenn er sie aus dem Wasser herausnahm, durch das Mauerblatt oft Wasserstrahlen oder Mesenterialfilamente hervorquellen, er war aber nicht im Stande, die hierfür bestimmten Oeffnungen am getödteten Thiere aufzufinden; „selbst als er das Stück des Mauerblattes, aus dem ein Mesenterial-

filament hing, ausschnitt und nachdem es in Osmiumsäure gelegen zu Flächenschnitten verwendete, in der Hoffnung im Mesenterialfilamente eine Art Wegweiser zur Auffindung der Oeffnung, durch die es gedrungen, zu besitzen, fand er, dass ersteres nur noch an der Oberfläche haftete, also durch die starke Contraction abgekniffen war, in der Substanz des Mauerblattes selbst aber nicht die Spur einer Oeffnung, überhaupt in der ganzen Fläche, auf der früher die Durchbohrung stattgefunden hatte, kein Zeichen einer solchen." Heider hält desshalb die Oeffnungen „wenigstens bei Sagartia für zufällige, durch die Druckdifferenz zwischen innen und aussen rein mechanisch herbeigeführte Berstungen der weichen Körperwand, indem das nur aus Zellen bestehende Ektoderm und das lockere Bindegewebe des Mesoderms schon einem geringen Drucke ebenso leicht nachgeben und die innen gelagerten Muskelfasern auseinanderweichen können, als sie nach Behebung des Druckes wieder vollkommen sich aneinander zu lagern vermögen."

Die von Heider gegebene Erklärung erscheint an sich sehr unwahrscheinlich, wenn man erwägt, dass die Stützlamelle bei Sagartia parasitica von bedeutender Dicke ist und durchaus nicht jene lockere Beschaffenheit ihres Bindegewebes aufweist. Unsere eigenen Untersuchungen haben denn auch zu Ergebnissen geführt, durch welche die älteren Angaben von Rapp, Gosse etc. bestätigt und über allen Zweifel sicher gestellt werden.

Bei Sagartia und Adamsia wird das Mauerblatt in seinem unteren Drittel von kleinen Höckern bedeckt, die in mehreren Reihen alternirend angeordnet die Stellen anzeigen, aus denen am lebenden Thiere Nesselwaffen hervorgeschleudert werden können. Schon wenn man an einer gehärteten Sagartia mit dem Rasirmesser einen Höcker halbirt, wird man bemerken, dass ein Kanal in die dicke Stützlamelle eindringt; aber vollkommen klar wird der Sachverhalt erst an feinen Durchschnitten, deren einer auf Taf. X Fig. 4 abgebildet worden ist. Die Stützlamelle erscheint hier im Bereiche des Höckers plötzlich verdünnt und nach Aussen uhrglasförmig hervorgewölbt. Während in der Umgebung die Muskellamelle sich in Folge stärkerer Entwicklung in Falten gelegt hat, ist sie an der inneren Fläche der uhrglasförmigen Hervorwölbung selbst ungefaltet und glatt. Auf der Höhe des Höckers wird die verdünnte Stützlamelle noch von einem sehr schmalen Kanal durchbohrt, an dessen Rand die innere und die äussere Epithellage des Körpers in einander übergehen. Die ektodermalen Ränder des Kanals sind als zwei schmale Falten nach Aussen lippenartig hervorgewulstet.

Da besondere Einrichtungen zum Oeffnen oder Schliessen des Spaltes nicht nachgewiesen werden konnten, wird seine grössere Weite oder Enge einfach von den verschiedenen Contractionszuständen der Leibeswand abhängen. Auf Grund der mitgetheilten Befunde kann es jetzt keinem Zweifel mehr unterliegen, dass wirklich bei einer Anzahl von Actinien in der Leibeswand besondere Oeffnungen vorkommen. Ihr Zweck besteht nun darin, dass durch sie im Innern des Körpers gelegene Vertheidigungswaffen, die Acontien, nach Aussen hervortreten können, worauf wir bei Besprechung der letzteren wieder zurückkommen werden.

III. Abschnitt.

Das Schlundrohr.

Wie schon früher erwähnt wurde, hängt von der Mitte der Mundscheibe ein weiter Schlauch, das Schlundrohr, in den Körper fast bis zur Fussscheibe hinab und öffnet sich hier breit in den grossen coelenterischen Hohlraum. Obwohl diese Thatsache bei Zergliederung mit der Scheere so leicht festzustellen ist, haben doch gerade hierüber lange Zeit ganz irrthümliche Anschauungen geherrscht und kann man daraus ersehen, wie wenig Beobachtungsgabe von den Forschern, die sich am Anfang dieses Jahrhunderts mit der Actinienanatomie beschäftigten, entwickelt wurde.

Wahrscheinlich durch falsche Analogieschlüsse verleitet geben Spix (40 p. 447), Rapp (36 p. 46), Blainville (7 p. 62) und Contarini (11 p. 14), Carpenter, Sharpey, Johnston und Rymer (citirt nach Cobbold. 10) an, dass das Schlundrohr oder der Darmcanal der Actinien an seinem unteren Ende geschlossen sei und daher wie ein Blindsack in die Körperhöhle hineinhinge. Den Hohlraum zwischen den Septen und in den Tentakeln erklärten Einige für die Leibeshöhle, Andere, wie Blainville (7 p. 67) für ein besonderes Wassergefässsystem, das durch die Poren in den Tentakeln und in dem Mauerblatt nach Aussen communicire. Noch im Jahre 1853 hielt es Spencer Cobbold (10) für nöthig einen besonderen Artikel darüber zu schreiben, dass das Schlundrohr mit dem grossen Hohlraum des Körpers durch eine weite Oeffnung in Verbindung stehe, obwohl schon einige Jahre zuvor Agassiz (4 p. 678) und nach ihm Hollard (22 p. 274) den Sachverhalt zum ersten Male richtig dargestellt hatten.

Bei der Anatomie des Schlundrohrs hat man auf einige Einrichtungen zu achten, die in Zusammenhang mit der Stellung der

Septen eine grössere morphologische Bedeutung gewinnen. In geschlossenem Zustande erscheint der Mund der Actinien (Taf I, Fig. 1) als ein langer Spalt, der von 2 gewulsteten Rändern, den Lippen umgeben wird. Die letzteren sind bei einigen Arten noch mit besondern Höckern bedeckt, deren Anzahl sich bei Sagartia parasitica im Ganzen auf 12 beläuft und mit der Anzahl der Septen, die sich an's Schlundrohr ansetzen, übereinstimmt.

Auf die spaltförmige Beschaffenheit des Mundes glaubte Agassiz (4 p. 678) besonders aufmerksam machen zu müssen und verwerthete sie für seine Ansicht, dass der Körper der Actinien wie derjenige der Echinodermen eine parité bilaterale aufweise. In der That hängen hiermit auch einige weitere Einrichtungen zusammen, in welchen sich eine bilaterale Symmetrie noch deutlicher ausspricht. Bei allen Actinien nämlich verlaufen von den beiden Mundwinkeln aus zwei tiefe Furchen am Magenrohr nach abwärts (Taf. I, Fig. 3 u. 10 x) und setzen sich wie schon Hollard (22 p. 274) und Gosse (18 p. XV—XVII u. p. 4) ganz richtig bemerkt haben, von der übrigen Wandung ganz deutlich ab; sie sollen im Folgenden als Schlundrinnen (x) bezeichnet werden (demicanaux, Hollard — canales gonidiales, Gosse). An unseren Durchschnitten durch die verschiedenen Actinienarten sind sie überall leicht zu erkennen und scheinen sie sich uns durch eine besonders starke Bewimperung auszuzeichnen. Wenn die Wandungen des Schlundrohrs aneinandergelegt sind und der Mund geschlossen ist, bleiben sie geöffnet und wird demnach ihre Bedeutung wohl darin bestehen, dass durch sie fortwährend ein Wasserstrom in das Innere des Körpers hineingetrieben wird. Am unteren Ende der 2 Rinnen ist ferner noch das Schlundrohr in 2 lange Zipfel verlängert, die fast bis zur Fussscheibe herabreichen können und von Hollard als Languettes beschrieben worden sind.

Von den beiden Halbkanälen sind die anderen Längsfurchen zu unterscheiden, welche durch Falten der Schlundwand hervorgerufen werden. Bei Sagartia parasitica liegen die Falten in der Verlängerung der Lippenhöcker und entsprechen wie diese an Zahl den mit dem Schlundrohr verbundenen Septen.

Bei der histologischen Untersuchung zeigt uns das Schlundrohr, welches nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Cobbold (10) und Kowalevsky (27) durch Einstülpung vom Ektoderm her gebildet wird, eine grosse Uebereinstimmung in seinem Bau mit der Mundscheibe und weicht nur in einigen Punkten von ihr ab.

1) Das Ektoderm. Wenn wir mit der Zerlegung des Ektoderms beginnen, welches die innere Fläche des Rohrs auskleidet (Taf. III, Fig. 6 ek), so fehlt von den 3 an der Mundscheibe beschriebenen Schichten (Taf. III, Fig. 7) nur die Muskellage (m). Die radialen Faserzüge der Mundscheibe enden nämlich in der Umgebung der Mundlippen in der Weise, dass einzelne längere Bündel in den Gruben zwischen je 2 Lippenhöckern noch eine Strecke weit auf das Schlundrohr übertreten. Wenn ältere Forscher, Milne Edwards (32 p. 9) z. B. noch von einem besonderen Sphincter des Mundes (sphincter labial) sprechen, so müssen wir Heider (21 p. 401) beistimmen, der einen solchen in Abrede stellt.

Da die Muskulatur fehlt, besteht das Ektoderm des Magenrohrs, wie auch Heider gefunden hat, aus zwei Schichten, dem Epithel und der Interbasalsubstanz, unserer Nervenfaserschicht (Taf. III, Fig. 6 n). Das Epithel ist trotz seiner sehr ansehnlichen Dicke nur einschichtig. Abgesehen von den flimmernden Stützzellen schliesst es Nessel- und Drüsenzellen (d^1 und d^2) ein, von denen die letzteren im Vergleich zur Mundscheibe an Menge bedeutend zugenommen haben und auf Durchschnitten die übrigen Elemente fast völlig verdecken.

Die Drüsenzellen treten uns in zwei verschiedenen Modificationen entgegen. Die eine Art (Taf. III, Fig. 14, 2. 3; Fig. 15, 3—5) zeichnet sich durch einen characteristischen grobkörnigen Inhalt aus; ihr Protoplasma ist durch und durch erfüllt von kleinen glänzenden Kügelchen, die dicht gedrängt aneinander liegen und sich gewöhnlich intensiv färben; daher fallen die grobkörnigen Drüsen an Picrinsäure- und Chromkalipräparaten sofort durch ihre dunkelgelbe Farbe auf, bei Osmiumbehandlung werden sie geschwärzt, an Carminpräparaten stärker roth tingirt. Die Secretkügelchen sind gewöhnlich an einzelnen Stellen in den langgestreckten Zellen stärker angehäuft und rufen dadurch verschiedene Formen hervor. Bald sind die Zellen nach der Peripherie zu keulenförmig verdickt, bald besitzen sie in ihrer Mitte eine oder auch zwei spindelige Auftreibungen und verlängern sich dann nach der Peripherie zu in einen halsartigen Fortsatz. Häufig verschmächtigen sie sich nach der Basis und werden zu dünnen Fäden, die gewöhnlich keine Secretkügelchen mehr enthalten und allein aus Protoplasma bestehen. Unter unseren Isolationspräparaten stiessen wir ab und zu auf Drüsenzellen, deren basaler Faden sich gabelte und in zwei oder drei feine Fibrillen verlängerte. Dadurch wird es uns wahrscheinlich gemacht, dass auch die Drüsen-

zellen mit der unter ihnen gelegenen Nervenfaserschicht in einem Zusammenhange stehen mögen. Hie und da war auf dem peripheren Drüsenende eine Geissel zu beobachten.

Im Gegensatz zu den trübkörnigen Zellen stellt sich uns die zweite Art von Drüsen auf Durchschnitten (Taf. III, Fig. 6 d^1) unter dem Bild von hellen Räumen dar und kann es so den Anschein gewinnen, als ob die Epithelzellen auseinandergedrängt seien und freie Lücken zwischen sich enthielten. Das ist nun aber keineswegs der Fall; die freien Lücken sind weiter nichts als modificirte Drüsenzellen; im isolirten Zustand (Taf. III, Fig. 15, 1 u. 2) erscheinen sie als ziemlich breite schlauch- oder keulenförmige Gebilde, die bei stärkerer Vergrösserung eine zarte Membran und in ihrem Innern ein weitmaschiges Netz von dünnen Protoplasmabälkchen zeigen, in denen der kleine Kern liegt. Nach abwärts verlängert sich der bald schmälere, bald ansehnlich dicke Schlauch häufig in ein Protoplasmafädchen. Von Picrinsäure, Osmiumsäure, Carmin wird die zweite Art von Drüsenzellen fast gar nicht gefärbt. Heider (21 p. 398—399), der in seiner Histologie der Actinien die beiden Arten von Drüsen beschreibt, ist in der Deutung der durchscheinenden Gebilde unsicher geblieben. „Er sah das Gewebe durch blasige wasserhelle Räume unterbrochen, welche ohne deutlichen Contour in der Interbasalsubstanz beginnend nach oben breiter werden und zwischen den Ektodermzellen mit abgerundeter, scharfumrandeter Kuppel enden.“ „Da er aber in den keulenförmigen Räumen nie einen Inhalt entdecken konnte, der irgend einen Schluss auf ihre Function erlaubt hätte, will er dieselben nur erwähnt haben.“

Was haben nun die zwei von uns unterschiedenen Formen von Drüsenzellen zu bedeuten? Sind sie mit verschiedenen physiologischen Leistungen betraut oder functioniren sie in derselben Weise, indem sie nur zwei Entwicklungsstadien einer und derselben morphologischen Bildung sind. Dass von den glasigen Drüsenzellen der Schleim geliefert wird, mit welchem sich auf jeden Reiz hin die Körperoberfläche der Actinien und besonders reichlich das Schlundrohr bedeckt, kann als sicher angenommen werden; dagegen erscheint es uns noch zweifelhaft, ob die Körnerzellen ein eigenes Secret liefern oder ob sie sich auch noch in Schleimzellen umwandeln. Zwar trafen wir Zellen, welche für letzteren Vorgang zu sprechen schienen, Zellen, welche gleichsam aufgequollen waren dadurch, dass ihre Körnchen an Grösse zugenommen und dabei durchsichtiger geworden waren, doch möchten wir auf solchen

Befund allein noch nicht einen Uebergang der beiden Drüsenarten in einander begründen. Auf experimentellem Wege wird diese Frage noch entschieden werden müssen.

Es wurde schon hervorgehoben, dass auch am Magenrohr eine Nervenfaserschicht unter dem Epithel gelegen ist (Taf. III, Fig. 6 n); sie ist auf Durchschnitten leicht nachzuweisen und erreicht eine ansehnliche, wenn auch nicht eine so bedeutende Stärke als im Bereich der Mundscheibe. Beim Zerzupfen macerirter Präparate bleiben an der Basis der Epithelstückchen Theile der Nervenschicht haften, die sich noch weiter isoliren und in ein Gewirr feinster Fibrillen auflösen lassen. Dabei ergibt sich ein Unterschied zu den histologischen Verhältnissen der Mundscheibe. War uns an dieser ein grosser Reichthum von Ganglienzellen aufgefallen, so muss am Magenrohr ein fast vollständiger Mangel derselben constatirt werden. Das ist auch der Fall, wenn man in der früher angegebenen Weise vom Ektoderm des Magenrohrs Pinselpräparate herzustellen sucht. Dieselben sind uns freilich weit weniger vollkommen als an andern Regionen des Körpers gelungen, weil sich in Folge des grossen Drüsenreichthums das Magenrohr stets mit einer grösseren Schleimmenge bedeckt, welche das Eindringen der Reagentien erschwert und so nicht den passenden Grad zwischen Maceration und Erhärtung, wie er zur Erzielung guter Resultate erforderlich ist, erreichen lässt. Auch verhindert es der Schleim, dass man die Epithelzellen, welche durch ihn untereinander verklebt sind, mit dem Pinsel bequem abstreifen kann.

2) Das Mesoderm. Auf die Nervenschicht folgt bei dem Ausfall der Muskulatur unmittelbar das Mesoderm, welches, wie schon Heider angiebt, vom Mundrand an etwas seinen histologischen Character verändert (Taf. III, Fig. 6. s). Nur unmittelbar unter dem Ektoderm und Entoderm sind die Bindegewebsfasern zu zwei festeren Lagen zusammengewoben, der Zwischenraum aber wird durch ein lockeres Gewebe ausgefüllt. In einer reichlicher vorhandenen homogenen Grundsubstanz verlaufen geschlängelte Bindegewebsfasern von ziemlicher Stärke; die Bindegewebszellen sind protoplasmareicher und mit glänzenden Nahrungskörnchen beladen; sie sind entweder ganz kuglig oder entsenden nur wenige und kurze Fortsätze. Nach abwärts verdünnt sich das Mesoderm immer mehr zu einer gleichmässig dünnen Lamelle, welche aus sehr locker geflochtenen, aber durch ihre Dicke auffallenden Bindegewebsfasern besteht (Taf. V, Fig. 2).

Auch sonst bleibt die Dicke der Stützlamelle, welche dem Schlundrohr zu Grunde liegt, nicht überall dieselbe. Indem die lockere Bindegewebsschicht hie und da an Masse zunimmt, entstehen die schon früher beschriebenen Längsfalten, welche nach innen vorspringend am Schlundrohr nach abwärts verlaufen, und in eben derselben Weise sind die Höcker am Lippenrande bedingt. Diese und ähnliche Wucherungen in der Umgebung des Mundes haben älteren Anatomen zu verschiedenen irrthümlichen Deutungen Veranlassung gegeben. Contarini glaubte in den Lippenhöckern, da sie eine secretorische Flüssigkeit enthielten, Speicheldrüsen erblicken zu dürfen (11 p. 14), und Gosse beschreibt bei verschiedenen Actinienarten Verdickungen im oberen Theile der Schlundrohrwandung als eine besondere Leber (18 p. XVII).

3) Das Entoderm. Der entodermalen Seite der Stützlamelle liegen Muskelfasern auf, die circulär angeordnet sind und es so bewirken, dass das Schlundrohr um die ergriffene Beute sich zusammenziehen kann (Taf. III, Fig. 6 m). Sie stehen auch hier wieder mit den über ihnen gelegenen Zellen des Entoderms, die grösstentheils Epithelmuskelzellen sind, in Zusammenhang. Ebenso wenig wie am Mund ist am anderen Ende des Schlundrohrs ein besonderer Sphincter vorhanden, welchen Milne Edwards und andere ältere Anatomen den Actinien glaubten zuertheilen zu müssen.

IV. Abschnitt.

Die Septen mit den Geschlechtsorganen, Mesenterialfilamenten und Acontien.

In den Binnenraum des Actinienkörpers ragen, wie dies zuerst in unvollkommener Weise Spix (40 p. 447) und delle Chiaje (8 p. 232) erkannten und später Rapp (36 p. 47) klar und übersichtlich dargestellt hat, die Septen oder Scheidewände in radialer Richtung vor und theilen den Raum in zahlreiche Fächer, so dass der Durchschnitt eines Actinienkörpers nicht unpassend von Rapp mit dem Durchschnitt durch eine Citrone oder einen Mohnkopf verglichen werden konnte. Die Septen entspringen vornehmlich vom Mauerblatt, doch setzen sich ihre Ursprünge einerseits auf die Mundscheibe, andererseits auf das Fussblatt fort, wobei sie je nach ihrer Grösse mehr oder minder weit bis nach der Mitte vordringen. Unter Zugrundelegung der letztgenannten Eigenthümlichkeit haben Hollard (22 p. 278) und nach

ihm alle übrigen Forscher die Septen in verschiedene Ordnungen eingetheilt. Die derselben Ordnung angehörigen Septen nämlich sind unter einander von gleicher Grösse und grösser als die nachfolgenden, dagegen kleiner als die vorhergehenden. So erreichen die Septen erster Ordnung (Taf. I, Fig. 9 u. 10) sämmtlich das Centrum der Fussscheibe, die der zweiten hören früher auf, noch früher die der dritten, bis schliesslich die Septen der letzten Ordnung, welche je nach den einzelnen Arten der Actinien einen verschiedenen Numerus trägt, kaum noch aus dem Mauerblatt hervorragen. Da nun schon früher Ehrenberg (45 p. 239) darauf hingewiesen hatte, dass bei „den Actinienartigen Korallenthieren und bei den Madreporen die Zahl 6 mit ihren Multiplis durchgehends fest und herrschend ist" und dass „die Actinien, Fungien, Caryophyllien u. s. w. durch das ganze individuelle Leben fort, nur immer langsamer, mehr Multipla von 6 in ihren Theilen entwickeln", so ergab es sich von selbst, dass auch in jeder Ordnung die Zahl der Septen entweder 6 oder Multipla von 6 betragen musste. Die Durchführung dieses Gedankens ist der gesunde Kern, der in dem bekannten Milne Edwards'schen Stellungsgesetz der Korallensepten enthalten ist.

Durch die ungleiche Grösse wird es herbeigeführt, dass bei vielen Actinien die Septen der einzelnen Ordnungen in ein verschiedenes Verhältniss zum Schlundrohr treten, insofern nur die grösseren unter ihnen (häufig nur die Septen erster Ordnung) sich an dasselbe befestigen, während alle übrigen schon früher mit freiem Rande endigen; man kann daher zwischen vollkommenen und unvollkommenen Septen unterscheiden (Taf. I, Fig. 9 u. 10). Obwohl dieser Unterschied bei der Mehrzahl der von uns untersuchten Actinien, wie wir später zeigen werden, vorhanden ist, wurde er gleichwohl von den meisten Forschern merkwürdigerweise übersehen. Milne Edwards (32 p. 15) und Hollard (22 p. 274) bemerken nur kurz, dass die Scheidewände sich an das Schlundrohr inseriren und hier eine longitudinale Faltung bedingen. Gosse (18) wurde zwar darauf aufmerksam, dass sich nicht alle Septen gleich verhalten, dass die einen tiefer, die anderen höher am Schlundrohr aufhören, er erwähnt aber nicht, dass viele überhaupt nicht soweit reichen. Dagegen hebt Thorell (42) in einer Arbeit über Sagartia plumosa, die mit Gosse's Actinologia britannica nahezu gleichzeitig ist, ganz richtig — der Verf. irrt nur in der Angabe der Zahlen — hervor, dass von den 48 Septen dieser Actinie nur 6 sich mit dem Schlundrohr

verbinden, die er daher auch als die vollständigen von den übrigen als den unvollständigen unterscheidet. Auch Schneider und Rötteken (38) geben in ihrer vorläufigen Mittheilung eine richtige schematische Zeichnung, ohne sie jedoch im Text zu erläutern. Ferner erwähnt Dana (12. p. 27) beiläufig, dass nur die grösseren Septen die Verbindung zwischen Schlundrohr und Mauerblatt herstellen und endlich hat neuerdings Heider (21. p. 376) wie Thorell die Scheidewände in vollständige und unvollständige eingetheilt.

Durch die Septen wird der Raum im Umkreis des Schlundrohrs in zahlreiche Fächer getheilt, die durch rundliche in den Septen angebrachte Oeffnungen unter einander communiciren (Taf. II, Fig. 1. 3. 7. 8). Die Oeffnungen wurden zuerst von Rapp (36 p. 47) gesehen, welcher „bei Actinia mesembryanthemum unmittelbar unter der oberen Scheibe (Mundscheibe) zwischen dem inneren Kranz der Fühlfäden und dem Mund einen ringförmigen Canal“ entdeckte; sie wurden später von Blainville (7. p. 67), der sie in den Lippenwulst verlegt, wieder gefunden. Hollard (22. p. 278), dem Rapp's Angaben entgangen zu sein scheinen, spricht ebenfalls von Oeffnungen, giebt aber an, dass dieselben in dem oberen Theil der Septen in der Nachbarschaft der Tentakeln vorkommen. Von vielen der späteren Autoren wie von M. Edwards, Haime, Stoliczka, Dana u. A. wurden die Oeffnungen unberücksichtigt gelassen; von Gosse (18. p. XIX) wurden sie bei einem Theil der Actinien (Sagartia bellis, Anthea cereus, Actinoloba dianthus) beobachtet, bei einem anderen Theil (Tealia crassicornis und Corynactis) vermisst. Von Actinoloba dianthus liefert der englische Forscher eine Abbildung, welche ein kreisförmiges Loch im Septum unterhalb der Mundscheibe, dem Mauerblatt mehr genähert als dem Magen, darstellt.

Genauere Angaben über diesen Punkt der Actinienorganisation haben wir durch Schneider und Rötteken (38. p. 6) erhalten, welche zweierlei verschiedene Oeffnungen unterscheiden. Einmal existirt bei allen Actinien ausnahmslos ein „Ringcanal“, welcher den Mund eng umfasst; ausserdem treten bei vielen Actinien noch Löcher auf, welche in den Scheidewänden in einiger Entfernung von den Ursprüngen und Insertionen derselben liegen. Von Heider (21. p. 379) endlich wurde der Ringcanal Rötteken's ausführlicher beschrieben und festgestellt, dass nur der untere und äussere Rand der Oeffnung vom Septum, der obere und innere dagegen vom Lippenwulste des Peristoms gebildet wird.

Wir betrachten zunächst die Oeffnungen, deren Gesammtheit den „Ringcanal“ der Autoren repräsentirt und die wir als die inneren Septalstomata (Taf. II, Fig. 1. 3. 7. 8. l^1) bezeichnen wollen, da der Name „Canal“ eine ganz falsche Vorstellung erweckt und aus diesen wie aus anderen Gründen ungeeignet ist. Wir fanden die Oeffnungen ganz so wie sie Rötteken und v. Heider schildern, kreisrund, bei grösseren Actinien wie den Antheen und Sagartien etwa 1 Mm. gross und nur von der einen Seite vom Septum begrenzt, während auf der anderen die innere Wandung des Lippenwulstes liegt. Der Antheil, welchen der Lippenwulst an der Begrenzung nimmt, ist jedoch nur unbedeutend, indem das Septum von unten und oben mit sichelförmigen Fortsätzen die Oeffnung umgreift. Man kann sich die Entstehung der Oeffnungen in der Weise vorstellen, dass als die vom Mauerblatt und der Mundscheibe hervorwachsenden Septen an das Schlundrohr sich anlegten und sich mit ihm verbanden, die Verwachsung im Umkreis des Mundes unterblieb. Damit ist schon gesagt, dass die inneren Septalstomata nur den vollständigen Septen zukommen, den unvollständigen dagegen fehlen. Bei Sagartia parasitica, Adamsia diaphana und Actinoloba dianthus sind sie daher, entsprechend der geringen Zahl der vollständigen Septen, nur zu 12 vorhanden, bei den Antheen dagegen und den Tealien sind sie zahlreicher.

Die inneren Septalstomata sind bei den Antheen, Sagartien und Adamsien die einzigen Oeffnungen in den Wandungen der Septen; dagegen finden sich bei Tealia crassicornis (Fig. 7 l^2) und Actinoloba dianthus (Fig. 1 l^2) noch äussere Stomata, mit welchen wir durch die Freundlichkeit des Herrn Rötteken bekannt geworden sind. Bei beiden Actinien liegen völlig übereinstimmende Verhältnisse vor. Die Oeffnungen sind kreisrund oder oval, von ansehnlicher Grösse und daher leicht zu beobachten; sie finden sich im oberen Drittel des Körpers, dem Mauerblatt näher als der Mundscheibe, aber immer durch einen ansehnlichen Zwischenraum von jenem getrennt, so dass ihre Umrandung zum Unterschied von der Umrandung der inneren Stomata allein von der Substanz der Septen gebildet wird. Zu den Muskelzügen, welche wir später noch näher besprechen werden, sind sie so gestellt, dass der longitudinale Hauptstrang (lm), der sich zur Tentakelbasis begiebt, auf ihrer inneren Seite vorüberläuft, dass dagegen die dem transversalen System angehörigen Fasern, die an der

Fussscheibe beginnen und nach dem Mauerblatt ausstrahlen (pm), nach aussen von ihnen liegen.

In Bezug auf das Verhalten der Oeffnungen ist noch hervorzuheben, dass sie in den stark muskulösen Hauptsepten von Tealia crassicornis kleiner sind, als in den muskelärmern, dafür aber mit Geschlechtsorganen versehenen Nebensepten und dass sie in jenen ab und zu sogar ganz fehlen können. Bei Actinoloba dianthus dagegen fehlen sie umgekehrt in den kleinsten Nebensepten, weil diese noch nicht bis an den Ort hervorragen, wo die Oeffnungen ihren Platz bei den anderen Septen einnehmen.

Während die inneren Septalstomata als Communicationen gedeutet werden können, welche zwischen den Interseptalräumen bestehen blieben, als die Scheidewände mit dem Magen verwuchsen, ist eine gleiche Erklärung für die äusseren Stomata nicht zulässig. Da dieselben nur bei wenigen Arten vorkommen, so ist es wahrscheinlicher, dass sie secundär erworbene Bildungen vorstellen, die vielleicht den Zweck haben Druckschwankungen in den einzelnen Interseptalfächern auszugleichen. Auffällig ist es, dass die Stomata allein bei den beiden Arten von uns beobachtet wurden, die einen Ringmuskel (r) im Mauerblatt besitzen, so dass an eine Correlation zwischen beiden Structuren gedacht werden kann.

Zum Schluss noch eine kurze Beurtheilung der Schilderungen früherer Autoren. Rapp hat zweifellos bei Actinia mesembryanthemum die inneren Stomata (den Ringcanal Rötteken's) vor Augen gehabt, da er sie zwischen dem inneren Tentakelkranz und dem Mund, also nach innen vom Längsmuskel gelegen sein lässt; Hollard's Beschreibung dagegen kann nur auf die äusseren Stomata bezogen werden, wie Rötteken richtig angegeben hat; damit erledigt sich der Einwurf, den v. Heider macht, dass Hollard den Ringcanal (die inneren Stomata) zwar gesehen, aber an einen falschen Ort eingezeichnet habe. Gosse endlich hat beiderlei Oeffnungen mit einander verwechselt; bei Actinoloba dianthus hat er die äusseren, bei Anthea cereus die inneren Stomata beschrieben.

Die Oeffnungen in den Septen der Actinien sind von L. Agassiz (5 p. 39) und Allman (6 p. 460) mit dem Ringcanal der Medusen verglichen worden. Später haben Rötteken und Schneider diesen Vergleich mehr präcisirt und die inneren Septalstomata, welche allein constante Vorkommnisse sind, mit dem Ringcanal gleich gestellt. Indessen auch in dieser schärfer formulirten Fas-

sung ist die Ansicht nicht haltbar, wie auch v. Heider hervorgehoben hat. Denn selbst, wenn wir davon absehen, dass die Actinien und die craspedoten Medusen einander sehr entfernt stehen und dass dem entsprechend eine detaillirte Zurückführung der Organisation der einen auf die Organisation der anderen unberechtigt ist, so bleibt immer noch der wesentliche Unterschied in der Lagerung der Organe als ein Punkt bestehen, der eine Vergleichung ausschliesst. Der Ringcanal der Medusen liegt dicht an der Tentakelbasis, der sogenannte Ringcanal der Actinien möglichst von derselben entfernt und von ihr durch das gesammte Peristom getrennt.

Als Träger mannigfacher und wichtiger Organe sind die Septen complicirter gebaut, als die bisher beschriebenen Theile des Actinienkörpers. Zur festen Grundlage dient ihnen eine Stützlamelle von faseriger Bindesubstanz; dieselbe wird auf beiden Seiten von einer Epithelschicht und einer Schicht Muskelfasern bedeckt, die beide zusammen gehören und als eine gemeinsame Lage, die Epithelmuskelschicht, angesehen werden müssen. Am freien Rand der Septen nimmt das Epithel eine eigenthümliche Beschaffenheit an und erzeugt so ein besonderes Organ, das Mesenterialfilament, neben dem bei manchen Arten noch lange Fäden, die Acontien, entspringen; endlich liegen im Inneren der Septen noch die Geschlechtsorgane. An den Septen der Actinien haben wir somit im Ganzen 5 Bestandtheile zu unterscheiden, welche wir in folgender Reihenfolge besprechen wollen: 1. die Stützlamelle, 2. die Epithelmuskelschicht, 3. die Geschlechtsorgane, 4. die Mesenterialfilamente, 5. die Acontien.

1. Die Stützlamelle.

Wie bei der Mundscheibe, dem Mauerblatt und anderen Theilen des Actinienkörpers, so wurde auch bei den Septen die Stützlamelle von den älteren Autoren zur Muskulatur gerechnet, bis Kölliker (25) in ihnen das auch sonst vorkommende faserige Bindegewebe nachwies. Die Schilderung Kölliker's ist im Wesentlichen von Schneider und Rötteken und von Heider bestätigt worden und auch wir schliessen uns diesen Autoren an.

Die Bindesubstanz der Septen stammt aus den anliegenden Theilen der Körperwand, aus dem Mauerblatt, der Mund- und der Fussscheibe; starke Faserzüge durchbrechen die entodermale Ringmuskulatur, wie wir dies oben schon dargestellt haben, und

schlagen in den Septen einen vorwiegend transversalen Verlauf ein. Auf Querschnitten sieht man sie daher am schönsten, als dicht gedrängte und fest an einander gefügte Bündel gelockter Fasern, in denen nicht selten kleine Zellen eingebettet sind. Zwischen die transversalen schieben sich, wenn auch spärlicher, longitudinale Fasern ein, die auf Querschnitten als körnige Stellen kaum wahrnehmbar sind, dagegen auf Längsschnitten deutlicher hervortreten. Am schwächsten ist die Stützlamelle bei den Antheen und Adamsien, am stärksten bei den Sagartien und Tealien. Indessen bleibt sie auch bei diesen letzteren einfach und zeigt nicht die Schichtung in drei Lagen, eine mittlere Lage lockeren Gewebes und zwei fibröse, strafffaserige Grenzschichten, wie sie Heider bei der Sagartia troglodytes aufgefunden hat.

An den von den starken Längsmuskelzügen eingenommenen Stellen erhebt sich die Stützlamelle in feine, verästelte Falten, auf die wir jedoch erst bei der Besprechung der Muskulatur eingehen werden.

2. Die Epithelmuskelschichten.

Schon den Beobachtern am Anfang dieses Jahrhunderts war es aufgefallen, dass die Septen sehr muskulöse Organe sind; sie sprachen von ihnen geradezu als von longitudinalen Muskeln (Spix) oder Muskellamellen (delle Chiaje), die von der Mitte der Fussscheibe entspringen. Ausser den longitudinalen oder senkrechten Muskelfasern unterschied Rapp (36. p. 47) noch transversale, worin ihm Gosse (18. p. XIII) beistimmte, während Milne Edwards (32. p. 9) zwar auch zwei Schichten annahm, denselben aber eine andere Anordnung zuschrieb: eine Muskellage soll schräg von oben und aussen nach unten und innen verlaufen und sich nach der Fussscheibe verbreitern, die andere soll umgekehrt vom Mauerblatt nach der Mundscheibe aufsteigen. Am complicirtesten ist die Schilderung Hollard's (22. p. 278), welche der Zeit nach noch vor die Monographie Milne Edward's fällt; nach ihm sind im Ganzen 4 Muskeln vorhanden, von denen keiner dem anderen gleicht, und von denen je zwei einer und derselben Seite des Septum angehören. Hollard fügt nämlich zu den schon von älteren Beobachtern angenommenen longitudinalen und transversalen Fasern, die auf verschiedenen Seiten liegen, noch zwei Parietalmuskeln hinzu, welche beide vom Mauerblatt entspringen; der eine verläuft jedoch abwärts zur Basis, der andere aufwärts zur Tentakelscheibe; der erstere liegt mit den trans-

versalen, der zweite mit den longitudinalen Muskeln auf gleicher Seite.

Die neueren Autoren schildern die Verhältnisse wiederum einfacher. Wenn wir die unverständliche Darstellung Stoliczka's übergehen, so finden wir bei Schneider und Rötteken nur longitudinale und transversale Fasern, bei v. Heider sogar nur longitudinale Fasern beschrieben.

Die Widersprüche, die in den hier referirten Angaben enthalten zu sein scheinen, sind nicht so gross, als man wohl glauben möchte; sie lassen sich darauf zurückführen, dass ein Theil der Autoren schwach entwickelte oder nur auf kleine Bezirke beschränkte Muskelzüge übersehen hat. Am genauesten hat zweifellos Hollard den Bau der Septen erkannt, während andererseits Milne Edwards sich am weitesten von einer richtigen Beurtheilung entfernt.

Wir unsererseits unterscheiden wie die meisten unserer Vorgänger zwei Muskelsysteme, die von einander durch die Stützlamelle getrennt werden und von denen das eine im Grossen und Ganzen eine transversale, das andere eine longitudinale Richtung einhält. Auch die Muskelzüge des parieto-basilaren und parieto-tentacularen Muskels Hollard's lassen sich in dies Schema einordnen, obwohl sie beim ersten Blick den Eindruck wachrufen, als ob sie einen ihnen eigenthümlichen und durchaus selbständigen Faserverlauf besässen.

Bei der Untersuchung verfährt man am besten in der Weise, dass man ein Septum sammt den unmittelbar anliegenden Theilen von Schlundrohr, Mauerblatt, Fuss- und Mundscheibe herausschneidet, so dass es zwischen den genannten Abschnitten wie in einem Rahmen ausgespannt ist und nach einander von der einen und der anderen Seite betrachtet werden kann.

Die longitudinalen Muskeln (Taf. II Fig. 1. 3. 7. 8. lm) sind bei weitem am stärksten und fallen an einem flächenhaft ausgebreiteten Septum als starke Faserbündel, die sich bei manchen Arten sogar zu dicken Wülsten zusammendrängen, sofort in die Augen. Bei Anthea (Fig. 3), wo sie, wie überhaupt sämmtliche Muskeln, unter allen Actinien am wenigsten entwickelt sind, beginnen sie am Fussblatt in Form eines einheitlichen Stranges, der sich nach einiger Zeit fächerartig ausbreitet und sich vornehmlich in drei Züge spaltet; ein Muskelzug verläuft nach dem inneren Septalstoma und dem oberen Magenende, ein zweiter nach der Mitte der Mundscheibe, ein dritter nach der Tentakelbasis.

Bei den Sagartien (Fig. 8), Tealien (Fig. 7) und bei Actinoloba dianthus (Fig. 1), Arten, deren Mundscheibe nicht so ausgedehnt ist wie bei den Antheen und sich ausserdem dadurch auszeichnet, dass sie vollkommen eingeschlagen werden kann, erstrecken sich die longitudinalen Muskeln (lm) als ein einheitlicher Strang zur Basis der Tentakeln und liegen hierbei nach innen von dem äusseren Septalstoma, sofern ein solches überhaupt vorhanden ist, und nach aussen von dem inneren Stoma. Sie sind sehr stark, weil sie die Einstülpung der Scheibe bedingen. Bei der Sagartia verstärken sie sich noch durch Fasern, die im oberen Abschnitt des Mauerblatts entspringen, ebenfalls zur Mundscheibe treten und die Ursache abgeben, dass die Mundscheibe bei der Contraction des Thieres hier ganz besonders fest an das Mauerblatt gepresst wird. Diese accessorischen Bündel sind wahrscheinlich der parieto-tentaculare Muskel Hollard's.

Ausser den wulstigen Strängen bilden die longitudinalen Muskeln noch eine dünne Lage von Fasern, die leicht übersehen werden kann und nur mit Hilfe feiner Querschnitte nachweisbar ist; dieselbe fehlt an den Stellen, wo sich Geschlechtsorgane finden.

Die transversalen Muskeln (tm) beginnen am Mauerblatt und strahlen von hier nach der Mundscheibe, dem Schlundrohr und dem Fussblatt aus. Sie sind im Allgemeinen schwächer, vielfach so schwach, dass sie dem Beobachter, wie dies bei Heider der Fall war, völlig entgehen können. Ein geeignetes Object, um sie zu demonstriren, ist die Anthea cereus (Fig. 3), nicht weil sie hier stärker sind als sonst, sondern weil das Septum dünn ist, und weil ferner an macerirten Thieren das Epithel ohne Verletzung der Muskellage abgepinselt werden kann. Man sieht dann, wie die transversalen Fasern im Grossen und Ganzen die Richtung der longitudinalen kreuzen. Leicht kenntlich wegen ihrer Stärke sind ferner die transversalen Muskeln der Actinoloba dianthus (Fig. 1), während sie bei Sagartia parasitica (Fig. 8) und Tealia crassicornis (Fig. 7) sich schon eher der Beobachtung entziehen können.

Bei vielen Actinien gewinnt der unterste Abschnitt der transversalen Muskelfasern eine gewisse Selbstständigkeit und formirt sich durch stärkere Ausbildung zu einem mehr oder minder scharf abgegrenzten Muskel, der als Parietobasilarmuskel von Hollard beschrieben worden ist. Es sind dies diejenigen Fasern, die vom Mauerblatt zur Fussscheibe treten und letztere bei der Contraction nabelförmig einziehen (pm). Sie wirken wahrschein-

lich mit beim Ansaugen des Thieres, indem sie die saugnapfartige Gestalt des hinteren Endes bedingen.

Der in Rede stehende Muskel ist bei Sagartia parasitica und bei Anthea noch wenig ausgeprägt, bei Tealia crassicornis dagegen ist er zu einem mächtigen Muskel geworden, dessen Fasern hoch oben am Mauerblatt beginnen und hier nach aussen vom äusseren Septalstoma liegen; sie convergiren mit den weiter abwärts bis herab zur Basis entspringenden, um mit ihnen gemeinsam an der Fussscheibe zu enden. Mag der Muskel stärker oder schwächer sein, stets ist er von einer scharfen Linie begrenzt, hat eine sichelförmige Gestalt und liegt auf dem Septum und in dem von dem Mauerblatt und der Fussscheibe begrenzten Winkel, wie die Nickhaut im Winkel des Auges. Dieser Vergleich mit der Nickhaut trifft auch in so fern zu, als der Muskel, wie wir später noch genauer begründen werden, in der That eine einspringende Falte ist, es wird uns dies dazu dienen, die veränderte Verlaufsrichtung zu erklären.

Auf Schnitten sind die Muskeln des Septum bisher nur von Rötteken und Schneider (38 p. 4) und von Heider (21 p. 407) untersucht worden. Die erstgenannten Autoren nennen die Querschnitte der longitudinalen Muskeln „Fahnen", ohne sie jedoch näher zu beschreiben. Heider, welcher ausführlicher ist, hebt hervor, „dass an der Stelle jedes Septum, wo sich dessen Muskulatur befindet, sich als Träger derselben Bindegewebsfalten erheben, die gleich von ihrem Ursprung an verzweigt, endlich zahlreiche dünne Lamellen bilden, zwischen denen sich die Muskelfasern befinden." „Die Querschnitte des Septenmuskels", fährt er fort, „liefern demnach bei schwacher Vergrösserung das Bild eines dem Septum aufsitzenden Strauches, dessen einzelne Zweige, vom Entoderm der Leibeshöhle bedeckt, in den Interseptalraum ragen. An Schnitten von in Osmium gehärteten Septen erscheinen die ovalen Querschnitte der Muskelfasern dunkel, die Bindegewebslamellen hell gefärbt und giebt die eigenthümliche Anordnung beider Gewebe einer einzelnen Falte bei starker Vergrösserung besonders an deren freiem Ende das Bild einer Aehre, an der die Querschnitte der Muskelfasern die einzelnen Früchte, die diese einhüllenden und schief abstehenden Bindegewebslamellen die Spelzen darstellen können."

Wir haben hier Heider's Schilderung wörtlich abgedruckt, weil sie im Allgemeinen das Bild, welches man auf einem Querschnitte durch die starken Züge der longitudinalen Muskeln erhält,

gut wiedergiebt (Taf. I, Fig. 2. 3. 6. 9. 10, Taf. II, Fig. 2. 4 lm). Derselben haben wir noch hinzuzufügen, dass die Querschnitte der Muskeln den Lamellen stets äusserlich aufgelagert sind, einer dicht neben dem anderen und in einer einzigen Linie, deren mäandrisch gewundener, vielfach zickzackförmig eingeknickter Verlauf den Contouren der verästelten Stützlamelle folgt. Hier liegt somit dieselbe Einrichtung vor uns, die in der Neuzeit von manchen anderen Thieren der Coelenteratengruppe bekannt geworden ist und im Wesentlichen darin besteht, dass durch Ausbildung zahlreicher Falten auf der Oberfläche der Septen für eine reichliche Anlagerung von Muskelfibrillen Platz gewonnen wird. Die Thäler und Thälchen zwischen den Falten bleiben dabei nach den Interseptalräumen offen, sie werden durch das entodermale Epithel ausgefüllt und ausgeglichen, so dass die Oberfläche eines Septum eine nahezu ebene Fläche bildet. Die Epithelschicht muss dem entsprechend eine verschiedene Mächtigkeit besitzen, je nachdem sie auf der Höhe einer Falte liegt oder sich in die Tiefe zwischen zwei Falten einsenkt; sie enthält ab und zu körnige, in Carmin sich intensiv färbende Drüsenzellen und noch seltener Nesselzellen, nach dem Gastralraum zu ist sie von einem schon von Hollard, M. Edwards u. A. wahrgenommenen Flimmerüberzug bedeckt.

Die von Heider, Rötteken und Schneider allein beschriebenen und von letzteren als „Fahnen“ bezeichneten Muskelstränge sind nicht die einzigen longitudinalen Muskeln, sondern setzen sich sowohl nach den Mesenterialfilamenten als nach dem Mauerblatt zu in eine dünne von der Fläche nur wenig wahrnehmbare Lage fort. Um dieselbe auf Schnitten besser zu sehen, muss man mit Carmin oder Hämatoxylin färben, wobei die Querschnitte der Fasern als kleine rothe oder blaue Körner deutlicher hervortreten. Sie beginnen im Anschluss an die Ringmuskulatur des Mauerblatts, der Fuss- und Mundscheibe und bilden eine einfache gerade Reihe, die zwischen der glatten Contour der Stützlamelle und dem Epithel liegt. Dieselbe knickt und faltet sich allmählig und führt so zu der soeben näher beschriebenen Anordnung im Bereich der Fahnen (Taf. III, Fig. 2. 3. 4). Das Gleiche wiederholt sich auf der Seite der Mesenterialfilamente und der Insertion am Magen. Jedes Septum ist daher an seinen beiden Enden dünn, in seiner Mitte dagegen zu einem Wulst verdickt, welcher wie überhaupt die longitudinalen Muskeln nur auf einer Seite vorhanden ist.

Die auf der anderen Seite des Septum befindlichen trans-

versalen Muskeln sind auf Schnitten, die parallel zur Fussscheibe geführt sind, kaum zu erkennen, theils weil sie an und für sich schwach sind, theils weil sie dann ihrem Faserlauf parallel getroffen werden. Auf longitudinalen Schnitten sind sie ebenfalls nicht sehr deutlich, da sie keine oder nur unerhebliche Faltungen bilden und somit das gleiche Aussehen bieten wie die longitudinalen Muskeln nahe dem Mauerblatt. Eine Ausnahme auf der Seite der transversalen Fasern macht nur der bei Sagartia, Anthea und Tealia vorhandene Parietobasilarmuskel, dessen eigenthümliche Beschaffenheit genauer dargestellt zu werden verdient.

Wenn man durch den unteren an das Mauerblatt grenzenden Abschnitt des Septum, am besten von Tealia crassicornis, bei welcher der parieto-basilare Muskel am stärksten ist, einen Querschnitt legt, so erhält man folgendes in Figur 2, Taf. II dargestelltes Bild. Das Septum ist auf der einen Seite polsterartig verdickt. Das Polster hört jedoch in einiger Entfernung vom Mauerblatt auf, indem es sich von dem nun dünner werdenden Septum durch eine Einschnürung scharf absetzt. Zu beiden Seiten der Stützlamelle liegt eine starke, quer durchschnittene Muskellamelle, die auf der einen Seite von den longitudinalen (lm), auf der anderen Seite, der Seite des Polsters, von den parieto-basilaren Muskelfasern (pm) gebildet wird. Während jene in der ganzen Ausdehnung des Septum vorhanden sind, hören diese am Rande des Polsters auf oder schliessen sich vielmehr an die transversalen Fasern (tm) an, welche den dünnen Abschnitt des Septum bedecken. Die transversalen Fasern verhalten sich am Rand des Polsters sehr eigenthümlich; indem sie ihre Richtung beibehalten, dringen sie in die Stützsubstanz nach dem Mauerblatt hin vor und trennen so gleichsam das Polster von dem übrigen Theil des Septum ab. Diese Trennung würde eine vollständige sein, wenn die Muskelfasern sich als eine continuirliche Schicht bis zum Mauerblatt verfolgen liessen. Das ist jedoch nicht der Fall; vielmehr sind es immer nur Faserbündel, die Brücken von Stützsubstanz zwischen sich lassen, wie dies auf dem nicht genau transversal, sondern etwas schräg gefallenen Schnitt (Fig. 2) deutlich zu sehen ist. Jedes Faserbündel enthält alle Bestandtheile der Epithelmuskelschicht, in seiner Mitte zellige Elemente, in seiner Peripherie eine Lage von Muskelfibrillen, die im Wesentlichen transversal verlaufen, in dem nach dem Polster zu befindlichen Theil aber schon mehr in eine longitudinale Richtung umbiegen und so einen Uebergang zu den Fasern des parieto-basilaren Muskels vermitteln.

Wenn wir nunmehr die beschriebenen Verhältnisse zu erklären versuchen, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Schicht der transversalen Muskeln die ursprüngliche Oberfläche des Septum andeutet. Dann ist das Polster etwas secundär Hinzugekommenes, eine Auflagerung, die zum Theil mit dem Septum fest verwachsen ist und die Muskellage stellenweis durchbrochen hat. Wir glauben nicht zu irren, wenn wir uns die Auflagerung als eine Faltenbildung der Septenbasis entstanden denken, welche durch die Massenzunahme der hier gelegenen transversalen Muskeln veranlasst wurde. Diese, vom Mauerblatt entspringend und an der Fussscheibe endend und somit bestimmt die letztere beim Ansaugen einzuziehen, dehnten, je kräftiger sie wurden, um so mehr ihre Ursprünge nach oben aus und wuchsen so als ein selbständiger Muskelzug an der oberen Partie der transversalen Muskeln vorüber; dabei ging ihr ursprünglich transversaler Verlauf nach oben mehr und mehr in einen longitudinalen über. Der Umwandlungsprocess ist bei den einzelnen Actinien nicht gleich weit gediehen; in seinen Anfängen bei Anthea und Sagartia bemerkbar, ist er bei den Tealien am schönsten ausgeprägt.

In der hier angedeuteten Weise lassen sich die Muskeln des Septum auf zwei Hauptlagen zurückführen, eine transversale und eine longitudinale; beide, verschiedenen Seiten angehörig, werden am freien Rand der Septen durch eine muskelfreie Stelle getrennt, welche von dem Mesenterialfilament gebildet wird, sie gehen dagegen continuirlich in einander über wo die Filamente fehlen. Dies ist bei allen vollständigen Septen nur an ihrem unteren Ende nahe dem Mittelpunkt der Fussscheibe der Fall, bei den unvollständigen ausserdem noch am oberen Ende, welches sich an der Mundscheibe befestigt, so dass dann auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 17) die Muskelfasern als ein ringsum entwickelter Beleg glänzender Körner erscheinen. Das gleiche Aussehen bieten junge Septenanlagen, die als kleine Falten aus den Körperwandungen herauswachsen und noch keine Mesenterialfilamente besitzen.

Um die Elemente der Epithelmuskelschicht zu isoliren haben wir ausschliesslich Sagartia parasitica und Anthea cereus benutzt, von welchen beiden Arten eine jede ihre besonderen Vortheile bietet. Sagartia parasitica eignet sich am besten zur Untersuchung der Muskelfasern und Epithelzellen, die bei geeigneter Maceration sich hier sehr leicht von der Stützlamelle ablösen und auseinander fallen. Epithelzellen und Muskelfasern bleiben dabei im Zusammenhang und combiniren sich zur sogenannten

Neuromuskelzelle oder besser Epithelmuskelzelle (Taf. VI, Fig. 8 α und β), deren jede nur eine einzige Geissel von ansehnlicher Länge trägt. Der Zellenkörper ist sehr verschieden beschaffen, bei einigen, welche zweifellos auf der Höhe der Septalfalten sitzen (Fig. 8 β), ist er kurz cylindrisch, nicht viel höher als breit; bei anderen dagegen ist er ausserordentlich lang und zu einem Faden ausgezogen, der an den meisten Stellen so dünn ist, dass er kaum doppelte Contouren erkennen lässt. Stellenweis bildet der Faden spindelförmige Anschwellungen und ebenso ist auch das periphere, geisseltragende Ende ansehnlicher und protoplasmareicher und umschliesst den kleinen ovalen Kern. Da zwischen beiden Formen der Epithelzellen alle Uebergänge existiren, so ist es klar, dass in demselben Maasse als das Thal zwischen zwei Septalfalten tiefer wird, in demselben Maasse auch die Zellen sich in die Länge strecken und verschmälern. Das Epithel bleibt dabei einschichtig wie an allen anderen Punkten des Actinienkörpers.

Die Epithelzellen haben ein von Fettkörnchen durchsetztes trübes Protoplasma und verbreitern sich an ihrer Basis zu kleinen dreieckigen Anschwellungen, an welchen unmittelbar die Muskelfasern ansitzen. Diese sind bei Sagartia von verschiedener Länge; vielfach so kurz, dass sie nur wie eine sehr verbreiterte Zellenbasis aussehen, können sie andererseits deutlich abgesetzte, nach beiden Seiten weit hervorragende Fibrillen bilden. Immerhin sind sie auch dann noch kurz zu nennen, wenn wir die entsprechenden Gebilde von Anthea vergleichen. Die Muskelfasern sind hier 4 oder 5 mal so lang wie bei Sagartia und haften ihrer Länge wegen fester als bei Sagartia aneinander; sie lassen sich daher schwer isoliren, namentlich erhält man sie selten im Zusammenhang mit den zugehörigen Epithelzellen. Zum Theil ist dies freilich auch dadurch veranlasst, dass die Epithelzellen, wie alle Entodermzellen der Antheen mit den kleinen gelben Zellen erfüllt sind, welche wir oben schon als parasitische Algen gedeutet haben. Der Körper der Zellen wird dadurch brüchig und beim Zerzupfen leicht zerstört.

Die unzulänglichen Erfolge des Macerationsverfahrens bei den Antheen könnten zur Vermuthung Veranlassung geben, dass die Muskelfasern und Epithelzellen hier überhaupt nicht zusammen gehören, dass die ersteren in ähnlicher Weise wie im Ektoderm aller Actinien selbständige Elemente geworden sind. Dies ist uns jedoch unwahrscheinlich, weil es uns niemals glückte an den Muskelfasern besondere Muskelkörperchen nachzuweisen.

Ausser den Epithelmuskelzellen, welche die Hauptmasse des Septenepithels darstellen, finden sich noch 3 weitere Zellenelemente vor, 1. Nesselzellen, 2. Drüsenzellen, 3. Neuroepithelzellen. Die schon auf Querschnitten erkennbaren Drüsenzellen erscheinen auf Flächenbildern als helle Flecke in der trübkörnigen Masse der Epithelmuskelzellen, oder wenn gefärbte Präparate zur Anwendung gekommen waren, als dunkelrothe oder dunkelblaue Körper. Durch Zerzupfen können sie leicht isolirt werden, am peripheren Ende tragen sie wie alle Entodermzellen nur eine einzige Geissel; am centralen Ende gehen sie in zwei bis drei feine Fädchen aus, welche ihrer ganzen Beschaffenheit nach für Nervenfäden gehalten werden müssen (Taf. VI, Fig. 2); ihr ovaler oder birnförmiger Körper ist von kleinen rundlichen Körnern erfüllt, welche in Osmiumsäure sich schwärzen und in allen Farbeflüssigkeiten sich begierig färben. Durch Quellung dieser Körner nimmt die Zelle ein mehr vacuoliges Ansehen an, wie dies in Figur 2 in einem Theil der Zelle eingetreten ist. Bei den Adamsien und Antheen, deren entodermale Epithelmuskelzellen an den Septen wie auch an anderen Körperstellen mit den parasitischen gelben Zellen inficirt sind, bleiben die Drüsenzellen frei; das Gleiche gilt von den Nesselzellen und den Neuroepithelzellen.

Als Neuroepithelzellen bezeichnen wir Elemente, die in ihrem Aeusseren den Sinneszellen des Ektoderms vollkommen gleichen; wie diese sind sie feine Körper mit einer durch den Kern bedingten Anschwellung, einer Geissel und mehreren feinen Nervenfortsätzen (Taf. VI, Fig. 1 u. 5). Letztere lassen sich öfters zu 2—4 an einer Zelle isoliren und auf grosse Strecken verfolgen, weil die umgebenden Epithelzellen leicht auseinanderfallen. Die Neuroepithelzellen treten selten — wir haben es nur drei oder vier mal bei Anthea beobachtet — in einer modificirten Gestalt auf, indem sie sich am peripheren Ende verbreitern und hier eine grosse Anzahl kleiner Haare tragen (Taf. VI, Fig. 7 a). Wir begnügen uns diesen Befund hier kurz zu erwähnen; er ist um so auffälliger, als die Entodermzellen der Actinien constant mit einer Geissel versehen sind.

Während es bei einiger Ausdauer leicht gelingt, die bisher besprochenen Bestandtheile im Entoderm nachzuweisen, muss man sich sehr abmühen, um mittelst Zerzupfens zwei bisher nicht berücksichtigte Elemente aufzufinden, Nervenfasern und Ganglienzellen. Hier führen zwei andere Methoden besser zum Ziel. Die eine dieser Methoden eignet sich nur für Sagartia und ist

schon früher erwähnt worden. Man ziehe die Epithelmuskelschicht als eine möglichst continuirliche Lamelle ab, was hier jedoch nur schwierig gelingt; dann dehne man die Lamelle in einer Richtung, die senkrecht zum Verlauf der Muskelfasern ist. Auf diese Weise entstehen in der Lamelle Lücken und Spalten, zwischen deren Rändern sich zahlreiche feine Fäserchen ausspannen. Die Fäserchen sind Nervenfäden, sie sind zäh und dehnbar und können daher mit Hilfe eines langsamen stetigen Zuges auf ziemlich lange Strecken frei gelegt werden. Ganglienzellen haben wir dagegen bei diesem Verfahren nicht mit Sicherheit entdecken können oder, besser gesagt, wir haben sie stets in einer nicht genügend conservirten Gestalt angetroffen. Ueber ihre Existenz haben wir uns erst mit Hilfe der zweiten Methode, die uns jedoch nur bei den Antheen geglückt ist, Sicherheit verschafft.

An Septen, welche etwas länger als gewöhnlich in unserem macerirenden Osmium-Essigsäuregemisch gelegen hatten, so dass schon ein geringer Grad von Erhärtung eingetreten war, wurde das Epithel theilweise heruntergepinselt, dabei aber Sorge getragen, dass die Schicht der Muskelfasern unverletzt blieb. Letzteres haben wir, wie schon oben erwähnt wurde, bei den Sagartien nicht erreichen können, weil die Muskelfasern hier klein sind und fester mit den Epithelzellen zusammenhängen als unter einander. Bei den Antheen dagegen ist das Epithel leicht zu entfernen und leistet die Schicht der Muskelfasern grösseren Widerstand.

Hat man die Muskellamelle einer Anthea so weit frei gelegt, dass nur noch ein Theil der Epithelzellen in kleineren und grösseren Gruppen auf ihr liegt, so gewahrt man feine Fädchen, welche über der Muskelschicht hinziehen (Taf. VI, Taf. 6 u. 7). Sie kreuzen meist die Richtung der Muskeln unter rechtem oder spitzem Winkel, seltener laufen sie ihr parallel; bald sind sie einzeln, bald verschlingen sie sich mit anderen zu Bündeln, die ein weitmaschiges Netz zusammensetzen. Die Zahl der Fäserchen ist viel geringer als im Ektoderm, ihre Dicke aber ist eine bedeutendere.

Einmal aufmerksam geworden auf die Nervenfäden wird man auch bald die Ganglienzellen (g) auffinden. Dieselben liegen zum Theil in den Nervenbündeln, zum Theil isolirt zwischen ihnen, doch so, dass ihre Ausläufer in jene übertreten (Taf. VI, Fig. 3. 4. 9. 10). Sie sind von sehr verschiedener Beschaffenheit, einige sind feinkörnig, andere sehr grob granulirt; einige sind so klein, dass ihr Körper von fast nichts Anderem als dem Kern gebildet wird, andere wieder sind ziemlich protoplasmareich. Unter den

kleineren wie den grösseren Zellen kommen bi- und tripolare Körper vor, während mehr als 3 Ausläufer überhaupt nicht oder doch nur selten vorhanden zu sein scheinen. Die Form der Ganglienzellen ist eine sehr wechselnde, wie ein Ueberblick über die Figuren der Tafel VI lehrt; die bipolaren Zellen sind gewöhnlich spindelig, die tripolaren dreieckig, seltener sind die letzteren gestreckt, so dass zwei Fortsätze dann gemeinsam von einer Verlängerung des Zellkörpers entspringen. Die Kerne sind rundlich oder oval und enthalten ein ansehnliches Kernkörperchen, nur ausnahmsweise sind sie zu zweien in einer Zelle; ebenso haben wir nur in wenigen Fällen Anastomosen zwischen benachbarten Zellen wahrgenommen (Fig. 3).

An den geschilderten Pinselpräparaten kann man auch die Neuroepithelzellen in ihrer natürlichen Lagerung beobachten; ihre Fortsätze gehen in die feinen Fadenzüge des Nervenplexus über.

Wenn es uns bei Sagartia nicht geglückt ist, in befriedigender Weise Ganglienzellen aus dem Entoderm zu isoliren, so haben wir uns doch von ihrer Anwesenheit auf Querschnitten durch gut conservirte, in Osmiumsäure gehärtete und in Carmin gefärbte Septen überzeugen können. Sie sind an Stellen, wo die Muskellamelle wenig gefaltet ist, am besten zu erkennen und treten hier als rundliche mit einem deutlichen Kern versehene Körper auf, die in den tieferen Schichten des Epithels dicht auf den Muskelfasern lagern und sich durch ihre dunklere Färbung gegen die Umgebung absetzen. Sie sind bisweilen in ein oder zwei Spitzchen ausgezogen, die jedenfalls den Anfängen von Fortsätzen entsprechen. Da nun Nervenfasern von uns auch in anderen entodermalen Bezirken (den Ringmuskeln der Tentakeln) nachgewiesen worden sind, so kann man die Existenz eines entodermalen Nervensystems als ein allen Actinien zukommendes Merkmal ansehen.

Ehe wir in der histologischen Schilderung fortfahrend auf den Bau der Geschlechtsorgane eingehen, müssen wir zuvor noch einmal auf die Anordnung der Septen zurückkommen und einige Punkte erörtern, die mit der ungleichartigen Beschaffenheit der Muskelfasern auf den beiden Seiten der Scheidewände in Zusammenhang stehen. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass es nicht zufällig ist, ob zwei Septen mit ihren muskelstarken oder muskelschwachen Flächen einander zugewandt sind, vielmehr herrscht bei allen Actinien eine grosse Gesetzmässigkeit in der Stellung der Septen, welche genauer erläutert zu werden verdient.

Ueber die Gesetzmässigkeit in der Stellung der Septen.

In seiner Monographie der Actinien wies Hollard (22 p. 278) zuerst mit Bestimmtheit darauf hin, dass die Septen im Körper der Actinien paarig angeordnet sind, dass sie sich ferner nicht allein nach ihrer Grösse und Dicke, sondern auch nach Maassgabe ihrer Structur gruppiren, indem zwei zusammengehörige Septen stets ihre homologen Seiten, die Seiten der longitudinalen Muskeln, einander zuwenden. Schon vor Hollard war dies eigenthümliche Verhältniss dem Americaner Dana (13) und dem Deutschen Erdl (16 p. 303) aufgefallen, aber nicht vollständig erkannt worden. Erdl fasst ein Septenpaar als ein einziges Septum auf und lässt dasselbe aus zwei Lamellen bestehen, die einen Spalt zwischen sich einschliessen, eine Auffassung, die auch nach dem Erscheinen von Hollard's richtiger Schilderung von Duchassing und Michelotti (14 p. 281) reproducirt worden ist. Wenn ferner Thorell (42 p. 206) und Stoliczka (41 p. 36) den Sagartien nur 6 vollständige d. h. an den Magen sich ansetzende Septen zuschreiben, so können sie, wie wir gleich sehen werden, ebenfalls nur Septenpaare, deren Zusammensetzung aus zwei Theilen ihnen verborgen geblieben war, vor Augen gehabt haben.

Thorell und Stoliczka sind nicht die Einzigen, an denen Hollard's wichtige Angaben über die Septenstellung fast spurlos vorübergegangen sind; vielmehr gilt dasselbe von den Meisten, die über den Bau der Actinien geschrieben haben, selbst von Milne Edwards und Gosse, die diesen Gegenstand monographisch bearbeiteten. Milne Edwards erwähnt zwar, dass die Septen der Actinien von zwei Lamellen gebildet werden, die bei den Alcyonarien untereinander verschmolzen sind, übergeht aber das eigenthümliche Verhalten der Muskeln und fügt weiter die irrige Behauptung hinzu, dass die Lamellen sich von einander trennen können, wenn in dem von ihnen umschlossenen Zwischenraume neue Tentakeln entstehen. Gerade der wichtigste Punkt, dass die Lamellen eine untrennbare Einheit bilden, ist ihm somit entgangen. Es ist dies um so wunderbarer, als sein langjähriger Mitarbeiter J. Haime bei der Beschreibung des Cerianthus mit Recht einen bemerkenswerthen Unterschied dieser Gattung von den nahe stehenden Actinien darin nachgewiesen hat, dass die Scheidewände hier einfach und nicht wie bei den Actinien paarig (geminés) sind.

Erst im Jahre 1871 wurde die Stellung der Septen von Schneider und Rötteken, welche sich dabei auf ein umfangreiches

Material stützten, wieder richtig beschrieben; ihnen zufolge sind in den meisten Fällen die Septen eines Paares einander mit ihren „Fahnen“ zugewandt, d. h. mit ihren starken longitudinalen Muskeln, eine Ausnahme machen jedoch zwei Septenpaare erster Ordnung, welche einander opponirt sind, ihre Fahnen auf abgewandten Seiten tragen und so eine bilaterale Symmetrie des Actinienkörpers bedingen.

Hinter dieser von Rötteken und Schneider gegebenen Schilderung sind alle späteren Autoren zurückgeblieben. Dana (12 p. 27) und v. Heider (21 p. 376) besprechen die paarige Gruppirung der Septen, letzterer auch sehr eingehend das hiermit in Zusammenhang stehende verschiedene Verhalten der Muskeln, beide aber haben die abweichende Beschaffenheit der beiden opponirten Septenpaare übersehen, eine Thatsache, durch deren Ermittelung Schneider und Rötteken eine sehr wesentliche Ergänzung und Bereicherung unserer Kenntnisse von der Septenstellung herbeigeführt haben. In der Neuzeit ist denn auch die Richtigkeit dieses Punktes in der Schneider-Rötteken'schen Darstellung von Haacke (19 p. 291) angezweifelt worden, wie wir aber sehen werden, mit Unrecht.

Um über die Septenstellung sichere Resultate zu erlangen, haben wir ein doppeltes Verfahren eingeschlagen. Einmal haben wir Actinien in der Weise präparirt, dass wir Septum für Septum an seinem Ursprunge und seiner Insertion abpräparirten, was beim sechsstrahligen Bau der Thiere nur für $^1/_3$ oder $^1/_2$ des Thieres nöthig ist; zweitens haben wir Querschnitte nach vorhergehendem Einschluss in Paraffin gemacht, bei kleinen Thieren durch den ganzen Körper, bei grösseren nur durch einen Theil. Auch hier genügt $^1/_2$ oder $^1/_3$, wenn man in einer bestimmten Weise den Theil herausschneidet, sogar $^1/_6$ der Circumferenz.

Die Anordnung der Septen wird durch dreierlei Verhältnisse bedingt: 1. durch die Beschaffenheit der Muskulatur, 2. durch die relative Grösse der Septen, 3. durch die von der Grösse abhängigen Beziehungen zum Schlundrohr, die insofern verschieden sein können, als manche Septen am Schlundrohr inseriren, andere nicht. In letzterer Hinsicht haben wir früher schon die Septen in vollständige und unvollständige eingetheilt und ebenso haben wir schon oben die auf der Grösse basirende Unterscheidung von verschiedenen Septencyclen oder Ordnungen erläutert (Taf. I, Fig. 9 u. 10).

Die Septen, welche gemeinsam ein Paar bilden, sind stets von

gleicher Grösse, d. h. sie gehören demselben Cyclus an; sie sind in Folge dessen auch beide entweder vollständig oder unvollständig; ihre Zusammengehörigkeit drückt sich ferner noch darin aus, dass sie durch kleinere Zwischenräume von einander getrennt werden. Das Radialfach, welches sich innerhalb eines Septenpaares befindet und das wir als Binnenfach bezeichnen wollen, ist kleiner als das Fach zwischen zwei Septenpaaren gleicher Ordnung, das Zwischenfach. Dies kömmt daher, dass niemals im Inneren eines Binnenfaches neue Scheidewände angelegt werden, sondern stets nur in den Zwischenfächern.

Unter Berücksichtigung aller dieser Momente ist es leicht die zusammengehörigen Septen herauszuerkennen und auch das Verhalten ihrer Muskeln zu prüfen. Bei den meisten Septen findet man die schon von Hollard nachgewiesene Anordnung, dass die Längsmuskeln, welche auf Querschnitten als dicke Wülste sofort herauszuerkennen sind, einander zugewandt und im Binnenfach eingeschlossen sind, die Quermuskeln dagegen dem Zwischenfach angehören. Homologe Seiten liegen daher für gewöhnlich nicht allein bei den Septen eines Paares gegenüber, sondern auch bei den Septen zweier aneinandergrenzender Fächer, die sich gegenseitig mit den transversalen Muskeln anschauen.

Dies Verhältniss erleidet, wie Rötteken und Schneider mit Recht als wichtig betont haben, eine Abänderung an zwei Paaren von Septen, die eine Ausnahmestellung im Körper der Actinien einnehmen und im Folgenden stets Richtungssepten (Fig. 3. 4. 10 z) genannt werden sollen, da sie für die Orientirung von der grössten Bedeutung sind. Die Paare der Richtungssepten sind leicht aufzufinden, weil sie einander opponirt sind und weil ihre Lage in bestimmter Beziehung zur Lage der Mundöffnung und des Schlundrohrs steht. Wie oben schon erwähnt wurde, ist der Mund der Actinien spaltförmig und besitzt somit zwei Mundwinkel, welche an den beiden Enden der Längsaxe der Oeffnung sich befinden. Von den beiden Mundwinkeln aus verlaufen zwei durch besondere Tiefe ausgezeichnete Furchen (x) auf der Innenseite des Schlundrohrs, die durch Annäherung ihrer Ränder sich fast kanalartig schliessen und sich nach abwärts in die Schlundrohrzipfel verlängern. Die Insertionen der Richtungssepten entsprechen nun den Mundwinkeln und den Rinnen und Zipfeln des Schlundrohrs, sie reichen daher tiefer herab, als die Insertionen der übrigen vollständigen Septen.

Betrachten wir das Verhalten der Muskulatur an den Richtungssepten, so sind hier die transversalen Muskeln zugewandt, die longitudinalen abgewandt; erstere kleiden das Binnenfach, letztere das Zwischenfach aus. Den longitudinalen Muskeln gegenüber stehen die transversalen Muskeln des nächsten Septenpaares, so dass die 4 Zwischenfächer, welche an die zwei Paare von Richtungssepten beiderseits angrenzen, die einzigen Fächer sind, welche nicht von homologen Septenseiten begrenzt werden.

Als ein weiteres Merkmal der Richtungssepten sei endlich noch hervorgehoben, dass sie schmäler sind, als die übrigen Scheidewände; dies ist selbstverständlich, da die Mundwinkel und Schlundrinnen vom Mauerblatt durch einen kürzeren Abstand getrennt werden.

Während die Actinien in den bisher besprochenen Punkten die grösste Uebereinstimmung zeigen, werden mannichfache Variationen durch die bei den einzelnen Gattungen verschiedenartigen Beziehungen der Septen zum Schlundrohr herbeigeführt, indem bei manchen Formen der kleinste Theil der Septen, bei anderen wieder die Mehrzahl, bei dritten endlich alle Septen vollständig sind. Wir gehen hierbei von dem einfachsten und jedenfalls auch ursprünglichsten Verhältniss aus, wo nur 12 (oder besser 6 Paar) Septen sich am Schlundrohr inseriren, während alle übrigen bald früher bald später mit freiem Rande aufhören. Diese 6 in den vorliegenden Fällen leicht kenntlichen Septenpaare wollen wir Hauptsepten nennen, weil sie sich durch vielerlei Eigenthümlichkeiten von allen übrigen Septen oder den Nebensepten unterscheiden: sie bilden gemeinsam die erste Ordnung und bedingen somit die Zahlenverhältnisse aller übrigen Ordnungen; sie entwickeln sich nach einem besonderen ihnen allein zukommenden Princip, endlich sind sie in vielen Fällen wenigstens ohne Geschlechtsorgane, sodass dann die Production der Ovarien und Hoden auf die Nebensepten beschränkt bleibt.

Zu den Actinien, bei denen nur die Hauptsepten vollständig sind, gehören die Adamsia diaphana, Sagartia parasitica und Actinoloba dianthus. Bei der Adamsia diaphana, von der die Fig. 10 Taf. I entnommen ist, kommen im Ganzen 48 Septenpaare vor, die sich auf 4 in der Figur mit römischen Ziffern bezeichnete Ordnungen vertheilen. Die 6 Paar Scheidewände erster Ordnung setzen sich an den Magen an, zwei derselben sind Richtungssepten, tragen demgemäss abgewandte Längsmuskeln und entsprechen in ihrer Stellung den Rinnen des Schlund-

rohrs; die 4 übrigen Paare stimmen untereinander im Bau überein, indem sie zugewandte Längsmuskeln besitzen, und stehen zu zwei auf der einen, zwei auf der anderen Seite der Richtungssepten in regelmässigen Abständen vertheilt, so dass durch alle 6 Paare der Actinienkörper in 6 Sectoren eingetheilt wird und der Raum im Umkreis des Schlundrohrs in 6 Binnenfächer und 6 Zwischenfächer zerfällt. Die ersteren sind steril, in den letzteren dagegen liegen weitere Septenpaare, die in jedem Fach sich gleichmässig wiederholen, so dass wir bei der weiteren Betrachtung uns mit der Beschreibung eines Faches begnügen können.

Jedes Zwischenfach wird durch ein Septenpaar (II) halbirt, so dass neben den 6 Paaren erster Ordnung im Ganzen noch weitere 6 Septenpaare existiren, die untereinander in Grösse übereinstimmen und somit dem zweiten Cyclus angehören. Dieselben haben alle zugewandte Längsmuskeln, sind nur wenig kleiner als die früher besprochenen Scheidewände, von ihnen aber durch den Mangel der Insertion am Magen unterschieden. Die Räume in den Zwischenfächern erster Ordnung zerfallen durch die unvollständigen Septenpaare jedesmal in drei Theile: ein unpaares Binnenfach und zwei paarige und unter einander in Grösse übereinstimmende Zwischenfächer zweiter Ordnung.

Wir haben jetzt 12 Zwischenfächer zweiter Ordnung vor uns, die alle einander gleichen; sie werden durch die 12 Septenpaare dritter Ordnung (III) halbirt. Diese sind bei jungen Adamsien sehr unscheinbar, sie springen nur wenig aus dem Mauerblatt hervor und lassen die Mesenterialfilamente vermissen. Noch mehr ist dies der Fall bei den 24 Septenpaaren vierter Ordnung (IV), welche die 24 Zwischenfächer dritter Ordnung halbiren; sie überragen kaum die Oberfläche des Epithels und sind nichts als kleine Hervorfaltungen der Stützsubstanz des Mauerblatts, die mit einem sehr dünnen Muskelbeleg versehen sind.

Bei der Adamsia diaphana standen uns junge Thiere zu Gebote, bei denen es uns möglich war, Einiges über das Auftreten der Septen zu ermitteln. Die kleinsten Exemplare (Taf. I, Fig. 4) hatten nur 4 Paar entwickelte Scheidewände (1—4), von denen zwei sich an die Mundwinkel ansetzten und mit abgewandten Längsmuskeln versehen waren, ganz wie wir es vom erwachsenen Thiere kennen gelernt haben, während die beiden andern Paare zwischen diesen Richtungssepten standen und sich ihre Längsmuskeln zukehrten; dazu kamen 16 kleine Falten, welche als Anlagen künftiger Scheidewände in den Leibesraum hervorragten.

Auf einem folgenden Stadium (Fig. 3) waren die 2 noch fehlenden Paare der ersten Ordnung (5 und 6) deutlich nachweisbar; sie waren noch viel kleiner wie die auf dem vorigen Stadium vorhandenen und noch nicht mit dem Magen verwachsen, wodurch ausser allen Zweifel gestellt wurde, dass sie jüngeren Ursprungs waren. Auffallend war ihre Stellung, sie fanden sich in dem Binnenfach der Septen mit zugewandten Längsmuskeln, trugen aber selbst die Muskeln abgewandt; in der einen Hälfte des Thieres waren sie mit ihren freien Rändern verwachsen, so dass sie mit Hilfe des Mauerblatts einen Ring bildeten; auf der anderen Hälfte war diese Vereinigung, wenn sie überhaupt bestanden hatte, gelöst.

Dass die gleichzeitig angelegten Septen des 5ten und 6ten Paares nicht bestimmt sind, auch im fertigen Thiere zusammengehörige Paare zu bilden, wird durch die Anordnung ihrer Muskeln und durch die Stellung der sogleich noch zu beschreibenden Septen zweiter Ordnung bewiesen. Damit bleibende Zustände entstehen, muss vielmehr eine Umgruppirung in der Weise stattfinden, dass jedesmal ein Septum des 5ten und 6ten Paares und ein zugewandtes Septum des 3ten und 4ten Paares sich zu einer Einheit vereinigen, innerhalb deren keine Weiterbildung von Scheidewänden vor sich geht.

Ausser den genannten 6 Paaren erster Ordnung sind noch 6 weitere Paare zweiter Ordnung (II) erkennbar. Die Septen derselben sind klein, alle gleich beschaffen und nur von einem dünnen Muskelbeleg bedeckt. Sie nehmen schon die Stellung und Gruppirung ein, die ihnen auch später zukommt; 4 Paare liegen in den Zwischenräumen zwischen den Richtungssepten und den Septen des 3ten und 4ten Paares. 2 weitere Paare liegen im Inneren des 5ten und 6ten Paares. Durch diese Beschaffenheit der Septen zweiter Ordnung ist der Typus der Weiterentwicklung so vollkommen fixirt, dass es kaum nöthig ist, weiter auf denselben einzugehen. Wir begnügen uns daher zu bemerken, dass auf dem folgenden Stadium die oben hervorgehobene Umgruppirung im ersten Cyclus sich vollzogen hat, dass die 6 Septenpaare zweiter Ordnung grösser geworden sind und schon begonnen haben, die Fahnen der Längsmuskeln zu entwickeln, dass endlich die 12 Septenpaare dritter Ordnung als kleine Einfaltungen der Körperwand entstanden sind.

Wie bei den Adamsien, so ist auch bei der Sagartia parasitica nur der erste Cyclus aus vollständigen Septen zusammengesetzt und zwar aus 2 Paar abgewandten und 4 Paar zugewandten; alle

übrigen Cyclen dagegen bestehen aus unvollständigen Septen, welche entsprechend der bedeutenderen Grösse des Thieres in grösserer Anzahl auftreten. (Figur 9 auf Tafel I stellt ein Zwischenfach erster Ordnung mit den 2 angrenzenden Septenpaaren erster Ordnung dar, also $^1/_6$ des ganzen Querschnitts + einem Septenpaar erster Ordnung.) Ausser den 6 vollständigen Septenpaaren (I) finden sich unvollständige: 6 der 2ten Ordnung (II), 12 der 3ten (III), 24 der 4ten (IV) und 48 der 5ten (V), dies giebt im Ganzen 96 Paare oder 192 Septen; nur die letzten 48 Paare oder 96 Septen sind rudimentär beschaffen und entbehren der Fahnen und der Mesenterialfilamente.

Bei der dritten oben genannten Actinie, der Actinoloba dianthus oder der Sagartia s. Actinia plumosa der älteren Autoren hat schon Thorell die Anwesenheit von 6 Paar vollständigen Scheidewänden nachgewiesen, von welchen 2 opponirt sind und den beiden Schlundrinnen entsprechen, während die übrigen 4 in gleichen Zwischenräumen zwischen diesen angebracht sind. „Die Leibeshöhle zerfällt auf diese Weise in 6 ziemlich gleich grosse Haupttaschen, die durch Scheidewände 2ten, 3ten und 4ten Ranges weiter abgetheilt sind.“ Freilich hält Thorell die Septenpaare für einzelne Septen, ein Irrthum, den wir schon oben auf Grund eigener Untersuchungen berichtigt haben.

Mit der Sagartia parasitica stimmt endlich noch, wie wir aus der Arbeit Stoliczka's entnehmen, eine weitere Sagartia überein, die S. Schilleriana. Wenn wir auch hier wieder in Betracht ziehen, dass in der That, was der Verfasser als einzelne Septen beschreibt, Septenpaare sind, so ergeben sich im Ganzen 48 Septenpaare, von denen nach den Abbildungen zu schliessen nur die 6 ersten den Magen erreichen.

Von den beiden Sagartien unterscheidet sich, vorausgesetzt dass Heider's Angaben richtig sind, eine dritte Art derselben Gattung, S. troglodytes, durch die grössere Zahl der vollständigen Septen; an den Magen sollen hier die 48 Paar der vier ersten Ordnungen heranreichen, (v. Heider sagt: der 3 ersten Ordnungen, weil er die 6 Paare Hauptsepten des ersten Cyclus und die 6 Paare Nebensepten des zweiten Cyclus zu einer und derselben Ordnung zusammenfasst); die 384 weiteren Paare, welche die 3 letzten Ordnungen repräsentiren, sollen unvollständig sein.

Dies Verhältniss leitet uns dann über zu den Antheen und Tealien. Bei letzteren sind alle Septen vollständig und beträgt ihre Zahl über 100, wahrscheinlich 192 wie bei der Sagartia tro-

glodytes; von Antheen haben wir nur junge Exemplare untersucht und können daher nicht sagen, ob nicht die in der Jugend noch unvollständigen Septen später zu vollständigen werden. So viel ist jedoch sicher, dass ausser den 6 Septenpaaren erster Ordnung noch zahlreiche andere sich an die Wandung des Magens inseriren. Die Unterscheidung der Hauptsepten und Nebensepten wird dadurch erschwert, wenn nicht erstere durch den Mangel der Geschlechtsorgane ausgezeichnet sind.

Das Princip, von welchem bei den Actinien die Stellung und Entwicklung der Septen bestimmt wird, ist vielfach erörtert worden, ohne dass jedoch Uebereinstimmung in dieser Hinsicht erzielt worden sei. Dasselbe ist, wie schon Lacaze Duthiers (29 und 30) hervorgehoben hat, nicht zu allen Zeiten dasselbe, vielmehr können nach der Verschiedenheit des Stellungsprincips zwei Perioden in der Actinienentwicklung unterschieden werden. Die eine derselben reicht bis zur Fertigstellung der 6 Septenpaare erster Ordnung, darauf beginnt die zweite Periode. Die während dieser letztern herrschende Bildungsweise ist sehr leicht auf eine bestimmte Regel zurückzuführen. Alle Septen entstehen 1) zu Paaren mit zugewandten Längsmuskeln; sie entstehen 2) nie in den Binnenfächern, sondern stets in den Zwischenfächern; 3) die neuen Septenpaare halbiren stets die Zwischenräume zwischen den Septenpaaren der vorhergehenden Ordnung. Der letzterwähnte Process kann sich, wie wir gesehen haben, sehr häufig wiederholen; es ist daher ganz unverständlich, wesshalb Schneider und Rötteken angeben, dass die Zahl der Cyclen nie über drei steigen kann, möge die Menge der Septen noch so bedeutend sein.

Die Entwicklungsweise der 12 ersten Septen haben wir nicht von Anfang an verfolgen können; dies ist jedoch Lacaze Duthiers (29) und Kowalewsky (27 und 28) geglückt, deren Angaben wir daher zur Ergänzung heranziehen wollen. Bei A. mesembryanthemum, Sagartia bellis und Bunodes gemmacea treten zur Zeit, wo sich das Schlundrohr schon gebildet und die Mundöffnung eine ovale Gestalt angenommen hat, zwei Septen in der Nähe des einen Mundwinkels und zwar links und rechts von demselben auf (Taf. I, Fig. 1). Zum ersten Septenpaar (1) gesellt sich ein zweites in analoger Stellung am anderen Ende der Mundspalte (2); endlich entsteht in dem Zwischenraum zwischen den beiden erstgenannten Septen, während diese sich weiter von einander entfernen, ein drittes Septenpaar, welches fortan seine

Stellung behauptet und zu dem Paar der Richtungssepten wird (3). Zur Erläuterung dieser Vorgänge haben wir in den Figuren 1 und 5 zwei Zeichnungen, die eine von Lacaze Duthiers und die andere von Kowalewsky, copirt und bemerken zu denselben, dass die Zahlen die Aufeinanderfolge der Septen bezeichnen.

Während Kowalewsky und Lacaze Duthiers so weit übereinstimmen, weichen sie von einander ab in Bezug auf den Ort, an welchem die Septen 7 und 8 angelegt werden. Nach Lacaze Duthiers (Fig. 1) wird in den Interseptalraum, der jederseits zwischen 1 und 2 liegt, ein Septum (4) eingeschoben. Nach Kowalewsky (Fig. 5) dagegen bildet sich erst ein Septum (4) in dem vom zweiten Septenpaar eingeschlossenen Raum und dann ein weiteres Septum im Binnenraum des dritten Paares, doch wird von beiden nur das erste in den Abbildungen dargestellt.

So widersprechend nun auch diese Angaben lauten, so lassen sich doch wenigstens die Abbildungen vereinbaren, wodurch es wahrscheinlich wird, dass beide Autoren in der Deutung ihrer Bilder geirrt haben. Lacaze Duthiers hat wahrscheinlich das zweite und vierte Septenpaar mit einander verwechselt und müssen wohl die Ziffern, welche die Aufeinanderfolge der Septen bezeichnen, umgestellt werden, wie wir dies in Klammern ausgedrückt haben; Kowalewsky dagegen hat unserer Annahme nach die Falte (4) für ein einfaches Septum gehalten, während sie einem Septenpaar entspricht. Ist diese Umdeutung der von beiden Forschern gegebenen Abbildungen richtig, dann hätten wir beidemal denselben Entwicklungsmodus, indem das vierte Septenpaar im Binnenraum des zweiten Septenpaares ebenso entstehen würde, wie das dritte im Binnenraum des ersten.

Für diese Umdeutung können noch einige weitere Punkte geltend gemacht werden; die 8 ersten Septen (1—4) — man vergleiche hierüber unsere Figuren 3 u. 4 — sind im fertigen Zustand aus zwei Gruppen gebildet, von denen eine an jedem Mundwinkel steht; beide Gruppen stimmen in allen anatomischen Einzelheiten überein und lassen daher erwarten, dass sie sich auch in gleicher Weise entwickeln; dies würde nach unserer Annahme der Fall sein, nach den Angaben von Lacaze Duthiers dagegen nicht. Und ferner: alle Septen der Actinien entstehen paarig; dies trifft, wie wir gesehen haben, für die 6 zuerst auftretenden Septen zu, wie wir sogleich noch weiter ausführen werden, für die Septen 9—12 und schliesslich auch für alle späteren. Ist es da wahrscheinlich,

dass die Septen 7 und 8 eine Ausnahme machen wie Kowalewsky und Lacaze Duthiers wollen? oder ist es nicht wahrscheinlicher, dass auch sie der allgemeinen Regel folgen, wie wir oben angenommen haben? Wenn Lacaze Duthiers endlich selbst angiebt, dass die Mesenterialfilamente seiner vierten Septen früher entwickelt werden, wie die der zweiten Septen, und somit die von uns postulirte Reihenfolge einhalten, so ist dies wohl ein Fingerzeig mehr, dass der französische Forscher in der Bestimmung der Reihenfolge für die Septen einen Irrthum begangen hat.

Das Entwicklungsstadium mit 8 Septen hat einen längeren Bestand als alle früheren und ist von Kowalewsky wegen der Uebereinstimmung seines Numerus mit den fertigen Alcyonarien verglichen worden. Gehen wir jedoch auf diesen Vergleich näher ein und stellen einen Durchschnitt durch ein 8zähliges Alcyonium (Fig. 7) und eine 8zählige Actinie (Fig. 4 in welcher man von den Septen 5 und 6 und den Septen zweiter Ordnung absehen möge) einander gegenüber, so ergeben sich sehr erhebliche Verschiedenheiten in der Beschaffenheit der Septen, vornehmlich in der Anordnung der muskelstarken Seiten. Bei den Alcyonien giebt es einen Punkt in der Circumferenz, von dem aus gesehen alle Septen, 4 auf der rechten und 4 auf der linken Seite, abgewandte Muskelfahnen besitzen, und einen zweiten opponirten Punkt, von dem aus gesehen sie umgekehrt zugewandte Fahnen tragen. Man kann den ersten Punkt den Orientirungspunkt benennen. Bei den Actinienlarven dagegen giebt es 2 solche Orientirungspunkte, die einander opponirt sind und den beiden Mundwinkeln entsprechen.

Die Genese der 4 folgenden und letzten Septen erster Ordnung, welche den Numerus 8 auf 12 erhöhen, schildert Lacaze Duthiers in der Weise, dass auf jeder Seite ein Septum zwischen den zuerst (1) und den zu dritt (3) entstandenen Scheidewänden (Fig. 1) und ein weiteres Septum zwischen den zuerst und zu viert entwickelten Scheidewänden (1 und 4) auftritt. Diese Angaben müssen auf einem Irrthum beruhen, der bei der Beobachtungsweise, welche Lacaze Duthiers angewandt hat, leicht möglich ist. Lacaze Duthiers betrachtete nämlich lebende und ganze Thiere von einem ihrer Pole, untersuchte sie dagegen nicht auf Querschnitten, welche allein sichere Resultate liefern können. Mit Hilfe der letzteren Methode haben wir gefunden, dass sich die 4 Septen paarig anlegen (Fig. 3) wie die 8 früheren

und dass ein jedes Paar mit den früheren auch insofern übereinstimmt, als es abgewandte Muskeln hat; sie liegen in dem Zwischenraum zwischen den 1ten und 2ten Septen.

Zum Schluss fassen wir noch einmal die Ergebnisse, zu denen wir bei der Betrachtung der Bildungsweise der Septen gekommen sind, zusammen: Alle Septen der Actinien werden paarig angelegt, aber in einer Weise, die bei den 12 ersten sich anders vollzieht als den übrigen. Die 12 ersten entstehen in Paaren mit abgewandten Muskeln und von 4 Punkten aus, die von einander gleichweit ($^1/_4$ des Kreisumfangs) entfernt sind. Von zwei einander opponirten Punkten aus entstehen successive je 2 Paare, von den beiden andern einander ebenfalls opponirten Punkten jedesmal nur 1 Paar. Die 6 Paare erleiden eine Umgruppirung, so dass 4 mit zugewandten und 2 mit abgewandten Muskeln entstehen. Diese eigenthümliche Entwicklungsweise ist der wichtigste Grund, wesshalb wir die 12 ersten Septen als Hauptsepten bezeichnet haben.

Die übrigen Septen oder die Nebensepten treten in Paaren mit zugewandten Muskeln und von Anfang an in ihrer dauernden Anordnung auf. Sie bilden Cyclen, von denen ein jeder die gleiche Zahl von Septen enthält als alle früheren zusammengenommen; sie sind stets mit Geschlechtsorganen versehen, inseriren sich alle oder nur theilweis oder überhaupt nicht am Schlundrohr.

3. Die Geschlechtsorgane.

Die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane der Actinien ist lange Zeit über ungenügend bekannt gewesen. Die Eierstöcke sind wohl zuerst von Spix (40 p. 447) gesehen worden, der sie von den Mesenterialfalten entspringen lässt, die sich an die longitudinalen Muskelfasern, d. h. die Septen befestigen. Als Oviducte, welche in das Schlundrohr münden, werden die Mesenterialfilamente gedeutet, und sollen je 4 derselben sich zu einem gemeinsamen Canal vereinen. Zu wesentlich gleichen Resultaten gelangte Rapp (36), dessen Angaben nur insofern abweichen, als sie jedem „Oviduct" (Mesenterialfilament) eine getrennte Ausmündung zuschreiben.

Der Irrthum, dass die Eier durch die Mesenterialfilamente in das Schlundrohr gelangen, ist vielfach wiederholt und erst in den Vierziger Jahren von Erdl (16 p. 304) und später wieder von Hollard (22 p. 285) berichtigt worden. Hollard wies nach, dass die Geschlechtsproducte durch Platzen frei werden und durch die untere Oeffnung des Schlundrohrs aus dem Inneren austreten.

Die Existenz der männlichen Geschlechtsorgane ist in früherer

Zeit vielfach in Abrede gestellt worden oder es wurden als männliche Geschlechtsorgane die Acontien und Mesenterialfilamente in Anspruch genommen. Spix, der die oberen gerade verlaufenden Abschnitte der Mesenterialfilamente für die Oviducte hält, vermuthet in den vielfach maeandrisch gewundenen Theilen, „der membrane gelatineuse et spiriforme", von der jedes Ovar bedeckt sein soll, die samenbereitenden Stätten. Dieselbe Ansicht äusserte Wagner (43 p. 216), ohne dass er jedoch von Spix's Darstellung gewusst zu haben scheint; zum Beweis ihrer Richtigkeit beschrieb er die Nesselkapseln als Spermatozoen und die Acontien als Vasa deferentia; das Irrthümliche dieser Deutungen hat der Verfasser (44 p. 101) kurze Zeit später selbst erkannt und seine Angaben daher zurückgenommen.

Der Entdecker der männlichen Geschlechtsorgane der Actinien ist Erdl (16 p. 305), welcher die völlige Uebereinstimmung ihres Baues mit dem Bau der Ovarien nachwies. „Die Stelle der Eier wird durch Hodenfollikel eingenommen, deren Inhalt in Strängen angeordnet ist, welche an einem Punkt des Bläschens scheitelförmig zusammengedrängt sind, von da aus gegen die Peripherie divergiren, bei Compression sich aufrollen und in die einzelnen Spermatozoen zerfallen." Diese genaue Schilderung wurde von Kölliker (24) und Hollard (22 p. 285) in allen Punkten bestätigt und gelangte so zu allgemeiner Geltung.

Nachdem die männlichen Geschlechtsorgane bekannt geworden waren, ist wiederholt die Frage erörtert worden, ob die Actinien Zwitter oder getrennten Geschlechtes sind. Erdl und Hollard hatten besonders hervorgehoben, dass alle von ihnen untersuchten Actinien gonochoristisch seien. Gegen die Allgemeingiltigkeit dieser Angaben wurden jedoch Zweifel wach, als Jules Haime (20) den Nachweis führte, dass bei der verwandten Gattung Cerianthus Eier und Hodenfollikel nicht allein in demselben Thiere, sondern sogar in demselben Septum vorkommen. Offenbar durch diese Mittheilungen beeinflusst stellte darauf Milne Edwards (32) den Hermaphroditismus bei den Actinien als Regel hin und auch Gosse (18) gab dies für einen Theil der Actinien zu, während er einen andern Theil getrennten Geschlechts sein lässt. In der Neuzeit hat Lacaze Duthiers (29 p. 309 u. 371) es wahrscheinlich zu machen gesucht, dass eine ganze Anzahl von Actinien, wenn nicht alle, männliche und weibliche Geschlechtsorgane gleichzeitig oder nach einander zur Entwicklung brächten.

Ueber den feineren Bau der Geschlechtsorgane existiren nur

sehr spärliche Angaben. Selbst die im Jahr 1872 erschienene Darstellung von Lacaze Duthiers beschränkt sich auf die Bemerkungen, dass die Eier im Septum liegen umgeben von einer hellen Zone, welche mit dem Wachsthum des Eies schmäler wird und schliesslich fast völlig verschwindet, dass die Spermatozoen von Kapseln umschlossen werden, welche im zelligen Stroma des Septum eingebettet sind, und dass sie wahrscheinlich aus Umwandlung einer einzigen Zelle entstehen. Genauer ist die von Heider (21 p. 413) für Sagartia troglodytes gegebene Beschreibung, die sich jedoch nur auf die Ovarien bezieht, da männliche Thiere nicht zur Beobachtung gekommen waren. Aus derselben ist hervorzuheben, dass die Eier der Stützlamelle angehören und durch dünne Brücken von Bindesubstanz getrennt werden, dass sich somit bei den Actinien ähnliche Verhältnisse wiederholen, wie sie durch Kölliker, v. Koch u. A. für die Octocorallien schon früher beschrieben worden waren.

Wenn wir nunmehr zur Besprechung unserer Beobachtungen übergehen, so haben wir gleich im Anfang zu erwähnen, dass alle von uns untersuchten Actinien, die Sagartia parasitica, Adamsia diaphana, Anthea cereus und Tealia crassicornis getrennt geschlechtlich sind. Bei den Antheen und Adamsien standen uns nur weibliche Thiere zur Verfügung, bei den beiden anderen Arten auch männliche Thiere. Dies letztere ist insofern wichtig, als dadurch eine Vermuthung Heider's für die vorliegenden Fälle wenigstens ausgeschlossen wird. Heider, welcher nur weibliche Thiere der Sagartia troglodytes auffinden konnte, schliesst daraus, dass die Hoden nur zur Zeit der Geschlechtsreife auftreten und dann sich neben den Ovarien vorfinden. Bei der Sagartia parasitica kann dies aus dem Grund nicht der Fall sein, weil dann neben den Hoden die Eierstöcke, wenigstens in Ueberresten, hätten nachweisbar sein müssen.

Die Geschlechtsorgane finden sich in dem Theil des Septum, welcher nach innen von den starken Faserzügen des longitudinalen Muskels liegt und sich von dem Muskelstrange meist scharf durch seine zarte, fast schleierartige Beschaffenheit unterscheidet (Taf. II, Fig. 7). In dem dünnen Häutchen verursachen sie eine bandförmige Verdickung (h), die an beiden Enden abgerundet aufhört, bedeutend länger als breit ist und durch einen gleich grossen Zwischenraum vom Muskel wie von dem durch das Mesenterialfilament eingenommenen freien Rand des Septum getrennt wird. Das Geschlechtsband sieht aus als wäre es von queren wulstförmigen Auftreibungen bedeckt. Dies kommt daher, dass es viel-

fach in quere Falten gelegt ist, welche sich durch einen in der Längsaxe des Septum wirkenden Zug ausgleichen lassen. Dementsprechend ergiebt ein Längsschnitt durch das Geschlechtsorgan keine erheblichen Unterschiede in der Dicke, sondern nur eine zickzackförmige Anordnung, wie es in Figur 14, Tafel VII dargestellt ist.

Zwischen der Ausbildung der Geschlechtsorgane und der Ausbildung der Muskulatur lässt sich bei den Actinien ein ähnliches Wechselverhältniss nachweisen, wie bei den Medusen, in so fern die Entwicklung des einen Gewebes die Entwicklung des anderen beeinträchtigt. Ueberall wo die Hoden und Eierstöcke liegen, fehlen die Muskeln, die sonst die Oberfläche der Septen bedecken, so dass die Muskulatur der Septen um so schwächer ist, je grösser die Geschlechtsorgane sind. Am muskulösesten sind, bei der Sagartia parasitica (Taf. II, Fig. 8) und Tealia crassicornis wenigstens, die 12 Hauptsepten, welche völlig steril sind; nächstdem kommen die 12 Scheidewände zweiter Ordnung, bei denen die Geschlechtsorgane nur als kleine tief unten gelegene Knötchen erscheinen. Umgekehrt bilden an den übrigen Septen, wenn wir von den ganz jungen Anlagen derselben absehen, die Geschlechtsorgane Bänder, die bis zu $^2/_3$ des Körpers heraufreichen.

Bei der Untersuchung des histologischen Baues haben wir uns vorwiegend an Sagartia parasitica gehalten, bei welcher die im Folgenden mitzutheilenden Resultate gewonnen wurden.

Bei männlichen Thieren besteht jedes Geschlechtsband aus zahlreichen, in Querreihen gestellten Hodenfollikeln (Taf. VII, Fig. 5). Die grösseren derselben haben einen ansehnlichen Durchmesser und nehmen die ganze Dicke des Septum für sich in Anspruch, sie dringen sogar gegen das Epithel vor, welches über ihnen abgeflachter ist als an den Stellen, wo zwei von ihnen an einander stossen; dazwischen finden sich ab und zu kleinere Follikel, die sich keilförmig zwischen die grösseren schieben. Alle Follikel sind so dicht gegen einander gepresst, dass ihre seitlichen Wandungen abgeplattet werden; sie sind eingebettet in die Stützlamelle des Septum und drängen sie durch ihre starke Entwicklung so sehr in den Hintergrund, dass nur dünne Blätter übrig bleiben, die auf feinen Schnitten kaum doppelte Contouren haben und durch welche die Follikel sowohl von einander wie von dem Epithel des Septum deutlich geschieden werden (Fig. 6). In diesen Blättern gelingt es ab und zu Bindegewebskörperchen als ovale von spärlichem Protoplasma umhüllte Kerne nachzuweisen; am

häufigsten werden sie in den dreieckigen Verbreiterungen der Bindesubstanz angetroffen, welche an den Stellen entstehen, wo zwei angrenzende Follikel und das darüber befindliche Epithel zusammenstossen.

Die kleineren Follikel werden einzig und allein von rundlichen relativ grossen Zellen erfüllt, deren Kern den grössten Theil ihres Körpers ausmacht und die als Spermatozoenmutterzellen gedeutet werden müssen; die grösseren Follikel enthalten ausserdem reife Spermatozoen; sie sind nach der einen Seite zu einem papillenförmigen Vorsprung ausgezogen, der das Epithel gleichsam durchbohrt und bald auf der einen bald auf der anderen Fläche des Septum liegt. Zweifellos ist dies die Stelle, an der später die Hülle platzt und die reifen Spermatozoen entleert werden.

Die Spermatozoen und ihre Mutterzellen halten in jedem Follikel eine bestimmte Anordnung ein, welche schon Erdl und Hollard aufgefallen ist und durch die Art der Reife bestimmt wird. Die Mutterzellen finden sich in der Peripherie und grenzen an die Stützlamelle, mit Ausnahme des Ortes, an welchem später der Durchbruch erfolgen soll. Hier drängen sich die Haufen reifer Spermatozoen zusammen, von hier strahlen ihre Reihen divergirend durch das Innere des Follikels nach der von den Mutterzellen eingenommenen Peripherie aus. Auf Querschnitten (Taf. VII, Fig. 6) giebt dies ein sehr zierliches Bild. Die Schwänze der Spermatozoen zu Bündeln vereint und von der Osmiumsäure geschwärzt bilden feinstreifige Züge, die wie Stützfasern aussehen; dazwischen liegen die dazu gehörigen Kerne, die Köpfe der Spermatozoen, in Reihen, welche mit den Faserzügen alterniren.

Das Epithel, welches die Hodenfollikel bedeckt und die Septalfächer auskleidet, ist auffallend niedrig und körnchenarm und ist über den papillösen Vorsprüngen der Follikel zu einem dünnen Häutchen abgeflacht. Zwischen die gewöhnlichen Epithelzellen sind hin und wieder auch Drüsenzellen eingestreut.

Die weiblichen Geschlechtsorgane (Taf. VII, Fig. 4) sind nach demselben Princip gebaut wie die männlichen; an Stelle der Hodenfollikel sind Eizellen getreten, welche jedesmal ein Bindegewebsfach für sich ausfüllen. Die grösseren Eier wölben die Oberfläche des Septum nach beiden Seiten stark hervor und ragen besonders auf einer Seite stark in das Epithel hinein; sie bestehen aus einem trüben grobkörnigen Protoplasma und einem Keimbläschen mit grossem Keimfleck; letzterer war öfters in kleinere Stücke

zerfallen und hatte somit die Umwandlung begonnen, die mit der Reife des Eies im Zusammenhang steht.

Das Keimbläschen liegt stets excentrisch in dem nach dem Epithel zu vorgeschobenen Ende des Eies und wird von der Oberfläche durch eine dünne Schicht von Dottersubstanz getrennt. Hier findet sich ferner eine eigenthümliche Structur, welche jedoch nur auf feinen Querschnitten, die zugleich genau in der Längsaxe des Eies geführt sind, sichtbar gemacht werden kann (Taf. VII, Fig. 9. 10. 13). Auf dem Eie erhebt sich nämlich ein im Allgemeinen kegelförmiger Aufsatz, der mit seiner breiten Basis an den Dotter, mit seiner mehr oder minder abgestumpften Spitze an die Oberfläche des Epithels reicht. Der Kegel ist bei jüngeren Eizellen, die mehr in der Tiefe liegen, langgestreckt und schmal, er verkürzt sich und verbreitert sich dagegen bei den älteren Eizellen, jemehr sich dieselben mit ihrem peripheren Ende der Oberfläche des Septum nähern. Die Oberfläche des Septum zeigt stets eine nabelförmige Einsenkung, die durch die Anheftungsstelle des Aufsatzes bedingt ist. Die Kegelform wird übrigens nicht immer beibehalten und kann das Gebilde eine cylindrische oder sogar spindelig aufgetriebene Gestalt annehmen.

Die wahrscheinlich protoplasmatische Substanz des Aufsatzes (p) zeigt eine feinstreifige Beschaffenheit, als wäre sie aus zarten Stäbchen oder Fäserchen zusammengesetzt, die dicht gedrängt und einander parallel gestellt sind. An der Oberfläche des Eies hören die Fäserchen auf, ohne sich in den Dotter verfolgen zu lassen, so dass eine ziemlich scharfe Grenzlinie entsteht. Dagegen fehlt eine besondere den Aufsatz und das Ei von einander trennende Membran; vielmehr ist an dieser Stelle die Bindesubstanzlamelle, welche das Eifach erzeugt, unterbrochen. Von Wichtigkeit ist ferner, dass in dem feinstreifigen Protoplasma kein Kern hat nachgewiesen werden können. Daraus geht hervor, dass das Protoplasma keinem besonderen Zellkörper angehört und nur als ein besonders differenzirter Theil des Eies selbst angesehen werden kann.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergiebt sich, dass die Eizelle dauernd an der Oberfläche des Epithels mit Hilfe eines feinstreifigen Fortsatzes befestigt ist und so gewissermaassen selbst in die Reihe der Epithelzellen hineinrückt; sie verhält sich wie die einzelligen Drüsen der Würmer und ist wie diese mit ihrem angeschwollenen Ende in das darunter gelegene Bindegewebe eingeschlossen und von ihm nahezu allseitig mit einer besonderen Kapsel umhüllt. Aehnliche Verhältnisse kehren übrigens, wie schon

länger bekannt, auch bei anderen Thieren wieder. So ist das Ei der Muscheln und der Holothurien mit einem besonderen Stiel in dem Boden des Keimepithels eingepflanzt.

Was nun die physiologische Bedeutung des Stieles anlangt, so erblicken wir in ihm einen Nährapparat. Mit Hilfe desselben saugt das Ei Stoffe aus der die Gastralfächer füllenden Nährflüssigkeit. Bei dieser Annahme würde sich die fibrilläre Structur des Stieles erklären lassen. Solche fibrilläre Protoplasmastructuren sind in der letzten Zeit aus den verschiedensten thierischen und pflanzlichen Geweben bekannt geworden, sie treten überall da auf, wo ein reger Stoffaustausch stattfindet und wo dieser Stoffaustausch bestimmte Bahnen einhält. So nimmt das Protoplasma der Pflanzenzelle bei der Ausscheidung der Cellulosemembranen eine streifige Structur an, eine streifige Structur findet sich ferner in den verschiedensten thierischen Drüsenzellen und in den Centralkapseln der Radiolarien. Ueberall sind dabei die Streifen in der Richtung angeordnet, in welcher unzweifelhaft der Stoffaustausch erfolgt. Einer von uns hat daher in einer früheren Arbeit[1]) die Protoplasmastructuren als den anatomischen Ausdruck von Strömungserscheinungen zu erklären versucht, die beständig in gleicher Richtung erfolgend, schliesslich einen bestimmenden Einfluss auf die Theilchen des Protoplasma gewonnen haben. Diese Erklärung würde sich auch für den vorliegenden Fall als ausreichend erweisen.

Für die Ernährung der Eizellen ist ausserdem das umliegende entodermale Epithel von grosser Bedeutung. Aus demselben werden durch Zerzupfen sehr lange Zellen isolirt, die von hellglänzenden Körnchen dicht erfüllt sind (Taf. VII, Fig. 7). Aus Fett scheinen die Körnchen nicht zu bestehen, da sie sich in Osmiumsäure nicht schwärzen, sondern wahrscheinlich aus einer albuminoiden Substanz; sie sind von ungleicher Grösse und der fadenförmigen Gestalt der Zellen entsprechend in Reihen gestellt. Ein besonderes Augenmerk haben wir darauf gerichtet, ob die Eizellen nach aussen von einem Follikelepithel umhüllt werden, sind aber dabei zu negativen Resultaten gelangt. Ab und zu grenzen zwar spindelförmige Zellen an die Peripherie des Dotters, doch ergab eine genauere Prüfung stets, dass dieselben der Stützlamelle angehörten und als Bindegewebskörperchen betrachtet werden muss-

---

[1]) R. Hertwig. Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879. p. 112.

ten, welche in dem Stroma des Ovarium, wie in dem des Hodens vorkommen. Namentlich fällt es leicht, sich an den kleinen Eizellen vom Fehlen des Follikelepithels zu überzeugen. Wäre dasselbe vorhanden, so müsste es hier von relativ grossen Zellen gebildet und daher leicht erkennbar sein; allein auch hier haben wir nicht einmal Andeutungen einer besonderen Zellenlage gesehen.

Bei der Bedeutung, welche die Frage nach der Abstammung der Geschlechtsorgane in der Neuzeit gewonnen hat, musste es uns von Interesse sein, über diesen Punkt auch bei den Actinien Klarheit zu gewinnen. Im ausgebildeten Zustand liegen die Eier und die Hodenfollikel im Mesoderm, so dass von vornherein sowohl an eine Ableitung aus dem Entoderm als aus dem Ektoderm gedacht werden kann, wobei der Umstand, dass die Eier zwischen zwei entodermalen Zellschichten eingeschlossen sind und mit dem Ektoderm nirgends in Verbindung stehen, die Ableitung aus dem Entoderm wahrscheinlicher macht. Eine weitere Frage war darin gegeben: Stammen die Geschlechtsproducte direct aus einem der Grenzblätter oder stammen sie zunächst aus den Zellen der Stützlamelle und somit indirect aus einer der beiden primitiven Schichten. Zu bestimmten Resultaten über die genannten Punkte sind wir nur bei den Eierstöcken gelangt, während unsere Beobachtungen für die männlichen Geschlechtsorgane ungenügend sind.

An Ovariallamellen, welche zum grössten Theil schon reife oder nahezu reife Eier enthalten, haben wir einen Knospungspunkt, wo neue Keime angelegt werden, am oberen Ende aufgefunden. Hier sieht man, sei es auf einem Längsschnitt oder einem Querschnitt, häufig die verschiedensten Stadien der Eibildung neben einander. Die jüngsten Zellen, welche noch mit Sicherheit als Eikeime erkannt werden konnten, sind ausserordentlich klein und liegen in dem Epithel, welches die Septen bedeckt (Taf. VII, Fig. 1. 2. 8). Sie grenzen unmittelbar an die Stützlamelle und drängen die Basen der Epithelzellen auseinander, so dass die körnige Linie, welche auf Querschnitten durch die Zellenden bedingt wird, eine Unterbrechung erfährt. In die Stützlamelle selbst dringen sie nicht ein, sondern die Bindegewebsfibrillen ziehen in ihrem gewöhnlichen welligen Verlauf unter ihnen vorüber, wie man dies am schönsten bei Anwendung von schiefem Licht sieht.

Die kleinen Eizellen unterscheiden sich vom umgebenden Epithel durch die Beschaffenheit ihres Protoplasma und ihres Kerns. Ersteres enthält keine stark lichtbrechenden Körnchen, es ist an Osmiumpräparaten homogener geronnen und dunkler geschwärzt;

mit Carmin behandelt leuchtet es durch stärkere Färbung hervor, zumal wenn das Präparat in Nelkenöl und Canadabalsam aufgehellt worden war. Der Kern ist ein rundliches Bläschen, wenig kleiner als der Zellenkörper und umschliesst schon ein deutliches nucleolusartiges Korn. Durch alle diese Eigenthümlichkeiten lassen sich die beschriebenen Zellen auf's Sicherste als ein besonders geartetes Element im Epithel erkennen.

Sowie die Eikeime etwas grösser werden, gewinnen sie eine spitzkugelförmige Gestalt; ihr spitzes Ende ist nach der Oberfläche des Epithels zugewandt und verlängert sich öfters in ein kleines zwischen die benachbarten Zellen sich einschiebendes Fädchen, das stumpfe Ende grenzt nicht mehr allein an die Stützlamelle, sondern ist zum Theil sogar in dieselbe eingebettet, die Zellen liegen daher jetzt halb im Epithel, halb in der Bindesubstanz, wie dies auf Figur 8 schön zu sehen ist. Hier sind 4 Zellen in gar nicht grosser Entfernung von einander gleichsam im Auswandern aus dem Epithel begriffen und zwar ragt die grösste unter ihnen am meisten aus dem Epithel hervor.

Um diese Zeit scheint durch eine active Betheiligung der Stützlamelle die Bildung der bindegewebigen Follikelumhüllung eingeleitet zu werden (Taf. VII, Fig. 3). Grössere Eizellen findet man stets von einem Bindegewebsfortsatz getragen, welcher von der Stützlamelle aus als ein kurzer breiter Strang in das Epithel hinein gewuchert ist; er umgreift das Ei seitlich und umschliesst es mehr und mehr, indem er eine bindegewebige Kapsel um dasselbe erzeugt. Scheinbar befindet sich das Ei nun von Neuem im Epithel, thatsächlich ist es aber von diesem durch seine bindegewebige Umhüllung getrennt, so dass man es schon als einen in der Stützlamelle liegenden Körper betrachten kann. Durch Aufnahme von Dottermaterial wächst die Eizelle; die Dotterkörnchen lagern sich dabei zunächst in einer Schicht zwischen dem Keimbläschen und der Peripherie ab; erst später wird das gesammte Protoplasma von trübkörnigem Dottermaterial durchsetzt. Dann schwillt das Ei zu so bedeutender Grösse an, dass es nicht allein die Stützlamelle durchwächst, sondern auch noch das Epithel der entgegengesetzten Seite hervorwölbt.

Ueber die Genese des eigenthümlichen Fadenapparates, welcher dem einen Pole der Eizelle aufsitzt, können wir keine erschöpfenden Mittheilungen machen. Mit Sicherheit liess er sich schon bei ziemlich kleinen Eizellen, wie eine z. B. in Figur 3 abgebildet ist, nachweisen; er erschien hier wie ein langer schmaler Zipfel, dessen

peripheres Ende sich so fein zuspitzte, dass es allmählich undeutlicher werdend im Epithel verschwand, ohne bis an die Oberfläche desselben heran verfolgt werden zu können; bei einigen nur um Weniges grösseren Eizellen war der Apparat schon deutlicher und nahm er mit dem Wachsthum stets an Breite zu, während er sich verkürzte, so dass die Eizelle sich immer mehr der Oberfläche des Epithels näherte.

Obwohl wir den Fadenapparat erst von einem bestimmten Stadium an haben wahrnehmen können, so ist doch immer die Möglichkeit gegeben, dass er von Anfang an vorhanden war. Wir haben schon früher erwähnt, dass einige der kleinsten Eizellen sich in einen peripher gelegenen spitzen Fortsatz ausziehen; es ist möglich, dass dieser Fortsatz schon um diese Zeit als ein feines Fädchen bis an die Oberfläche des Epithels reichte und dass das Fädchen sich stärker entwickelnd später zum Fadenapparat wird. Sollte diese Vermuthung richtig sein, so wäre damit erwiesen, dass die Eizelle von Anfang an als eine Epithelzelle betrachtet werden muss und zwar als eine Epithelzelle, deren unteres Ende stark anschwillt, während das periphere beständig die Verbindung mit der Epitheloberfläche unterhält.

Wenn die im Obigen mitgetheilten Beobachtungen uns zu dem Resultat geführt haben, dass die Eizellen im Entoderm entstehen und erst secundär in die Bindesubstanz der Stützlamelle gerathen, so ist eine gleiche Entwicklungsweise nach dem, was wir gesehen haben, für die männlichen Geschlechtsorgane zwar wahrscheinlich, aber nicht mit Sicherheit nachgewiesen. An den von uns untersuchten männlichen Geschlechtsorganen der Sagartien waren die Hodenfollikel fast überall nahezu gleich reif; an dem oberen Ende fanden sich nur wenige kleinere Follikel, die aus Spermatozoenmutterzellen bestanden (Taf. VII, Fig. 11); sie lagen schon vollkommen in der Bindesubstanz und ragten nur wenig nach einer Seite in die Epithelschicht vor. In letzterer beobachteten wir stellenweise zwischen den Basen der Epithelzellen kleine Zellen mit einem rundlichen Kern und einem homogenen Protoplasma (Fig. 12), sie glichen den Spermatozoenmutterzellen und sind vielleicht auch mit ihnen identisch. Dann würden die Spermatozoenmutterzellen wie die Eier aus dem Entoderm stammen und wahrscheinlich gruppenweise vom Bindegewebe umwachsen und zu Hodenfollikeln umgewandelt werden. Eine wichtigere Stütze als in diesen Beobachtungen findet freilich die Ableitung der männlichen Geschlechtsorgane aus dem Entoderm in der grossen Uebereinstimmung, die

in Bezug auf Bau und Lagerung zwischen Hoden und Ovarien herrscht.

4. Die Mesenterialfilamente.

Bei allen Actinien finden sich am freien Rand der Septen, wenn dieselben nicht zu klein sind, eigenthümliche fadenartige Organe, die unter dem Namen der Mesenterialfilamente oder der „corps peletonnés" bekannt sind; dieselben haben im Lauf der Jahre sehr verschiedene Deutungen erfahren. Spix (40) und Rapp (36) hielten sie für Oviducte, Delle Chiaje (8) und Wagner (43) für die männlichen Geschlechtsorgane, Erdl (16), Hollard (22) und Milne Edwards (32) endlich für Drüsen oder Därmchen, welche als Leber zu funktioniren haben. Alle diese Autoren nahmen mit Unrecht an, dass die Fäden von einem Canal durchsetzt seien, dessen Einmündung in das Schlundrohr wenigstens von Einigen unter ihnen behauptet wurde; die solide Beschaffenheit der Filamente wurde zuerst von Leuckart (17) und später von Gosse (18 p. XXIII) nachgewiesen. Nach Letzterem sind die Fäden von Sarkode gebildet und von einer flimmernden Membran bedeckt und enthalten unter mancherlei Einschlüssen besonders Nesselkapseln. Gosse machte zugleich in derselben Weise, wie es nahezu gleichzeitig Thorell (42) und Duchassing und Michelotti (14 p. 280) gethan haben, einen Unterschied zwischen Mesenterialfilamenten im engeren Sinne, die er Craspeda nennt, und Acontien, Gebilde, welche nur bei manchen Actinien auftreten und auf die wir noch in einem besonderen Abschnitt zu sprechen kommen werden. Während ihm hierin Stoliczka (41 p. 43) beistimmt, leugnet Lacaze Duthiers (29 p. 376) und nach ihm v. Heider (21 p. 412) diesen Unterschied, indem sie die Acontien für abgelöste Mesenterialfilamente erklären. Heider's Schilderung über den Bau der Mesenterialfilamente bezieht sich vornehmlich auf die Acontien; nur seine Figur 49 stellt ein Mesenterialfilament auf dem Querschnitt dar. Der wesentlichste Fortschritt, den Heider in der Erkenntniss der in Rede stehenden Organe gemacht hat, besteht in dem Nachweis, dass die Stützlamelle in die Axe des Mesenterialfilaments eindringt und den früheren Beobachtern das Bild eines Axencanals vorgetäuscht hat. Dagegen ist die Angabe, dass am freien Rande eines Septum mehr als ein Filament entspringen könne, irrthümlich.

Die Mesenterialfilamente (Taf. II, Fig. 1. 3. 7. 8 v) nehmen niemals den ganzen freien Rand der Septen ein; während

diese in der Mitte der Fussscheibe beginnen, fangen sie erst in einiger Entfernung von diesem Punkte an. An allen Septen, welche das Magenrohr erreichen, setzen sie sich bis an den unteren Rand desselben fort und gehen hier verbreitert in das Epithel des Magens über. Dies ist auch der Fall, wenn die Septen selbst schon auf halber Höhe des Magens ihr Ende finden. Dann verlängert sich das Septum in eine Falte, welche auf der entodermalen Seite des Magens herabsteigt und an ihrem freien Rand das Filament trägt. An den übrigen unvollständigen Septen hören die Filamente auf, noch ehe sie die untere Seite der Mundscheibe erreicht haben, so dass hier sowohl der obere als auch der untere Theil des Septenrandes frei bleiben.

In ihrem oberen und unteren Abschnitt verlaufen die Mesenterialfilamente ziemlich gerade gestreckt; in den dazwischen gelegenen Partieen sind sie vielfach gewunden, so dass sie glatt ausgebreitet die Länge des Thieres um ein Vielfaches übertreffen würden. Dabei verschlingen sie sich zu einem unentwirrbaren Knäuel, der unterhalb des Schlundrohrs herabhängt und am lebenden Thier mit lebhaften wurmförmigen Bewegungen seine Lagerung verändert, während er bei Behandlung mit Reagentien zu einem dicken Packet zusammenklebt, welches den Eingang in die Septalfächer theilweise versperrt. Diese Anordnung ist schon von früheren Forschern treffend mit der Anordnung des Dünndarmes der Wirbelthiere verglichen worden, um so treffender, als auch der nach innen von dem Längsmuskelstrang gelegene Theil des Septum, welcher das Mesenterium des Filaments bildet, krausenartig gefaltet ist, wie das Mesenterium des Dünndarms.

Mit Ausnahme von Hollard und Thorell haben alle Autoren fälschlich angenommen, dass die Mesenterialfilamente an allen Stellen einen gleichen Bau besitzen; man kann sich vielmehr sowohl mit Hilfe von Querschnitten als auch durch die Betrachtung von Flächenpräparaten überzeugen, dass in den einzelnen Gegenden Verschiedenheiten existiren und dass man dreierlei Zustände unterscheiden muss. Jedes Mesenterialfilament besteht in seinem oberen Verlauf, wie dies schon Thorell gezeigt hat, aus 3 Theilen, einem mittleren, welchen wir den Nesseldrüsenstreifen, und zwei seitlichen, welche wir die Flimmerstreifen nennen wollen. Betrachten wir einen Querschnitt (Taf. V, Fig. 10), so sehen wir, dass die Stützlamelle sich in drei Fortsätze spaltet. Der mittlere Fortsatz liegt in der Verlängerung des Septum und ist anfänglich schmal, verbreitert sich aber an seinem freien Rande

bedeutend zu einem linken und rechten Vorsprung, welche beide eine flache Rinne zwischen sich fassen. Die seitlichen Fortsätze entspringen beiderseits flügelartig beinahe unter rechtem Winkel von der Stützlamelle; sie sind ebenfalls nach aussen am stärksten entwickelt. In der Bindesubstanz der Fortsätze liegen zahlreiche bald spindelförmige, bald sternförmige Zellen, während die Zwischensubstanz homogen oder undeutlich faserig erscheint.

Das Epithel ist in den einzelnen Theilen des Mesenterialfilaments durchaus verschieden. Der mittlere Fortsatz ist mit 4 Arten von Zellelementen bedeckt. Am zahlreichsten sind 1) Drüsenzellen (d), die wie auch sonst in zweierlei Formen auftreten; entweder haben sie einen ansehnlichen von trüben Körnern erfüllten Körper, oder sie enthalten einen farblosen Inhalt und sehen wie Hohlräume im Epithel aus, in denen sich ein Netzwerk von Protoplasma ausspannt. Ebenfalls zahlreich sind 2) Nesselzellen (c); die Kapseln derselben (Taf. V, Fig. 6) sind bei einem Theil (α) dünnwandig und lassen dann auf's Deutlichste den spiral aufgewundenen Nesselfaden erkennen; bei einem anderen Theil (β) sind sie von einer festen Membran umgeben und in Folge dessen stark lichtbrechend. Aus ihrem vorderen Ende, welches nicht selten zu einem ringförmigen Wulst verdickt ist, tritt ein kegelförmig zugespitzter Schlauch hervor, der mit zahlreichen Widerhaken besetzt ist und am freien Ende in einen langen Faden übergeht. So lange der Schlauch und der Faden in der Kapsel eingeschlossen sind, erkennt man nur den ersteren deutlich als einen axialen Strang, während die Spiralwindungen des letzteren kaum als zarte Linien angedeutet sind.

Durch Zerzupfen kann man endlich noch lange dünne 3) Stützzellen (Fig. 8) und 4) Sinneszellen isoliren (Fig. 15 a), die beide nur ein langes Haar tragen, sich aber durch die Beschaffenheit des centralen Endes unterscheiden, welches bei den Stützzellen sich ein wenig verbreitert, bei den Sinneszellen dagegen in ein oder zwei Nervenfädchen übergeht. Zugleich legt man auf diese Weise einen ansehnlichen Strang sehr feiner Nervenfasern (n) frei, welcher meist mit dem Drüsen- und Nesselepithel so innig zusammenhängt, dass beide Theile nur schwer von einander getrennt werden können. Ab und zu finden sich im Nervenstrang kleine ovale Kerne (g), welche wohl auf Ganglienzellen zurückgeführt werden müssen. Auf Querschnitten (Fig. 10) bilden die Nervenfäserchen eine feinkörnige Masse (n), die zwischen

den Basen der Epithelzellen und unmittelbar auf der Stützlamelle liegt.

Eine ganz andere Beschaffenheit zeigt das Epithel der beiden im Bau einander völlig gleichenden Flimmerstreifen (Fig. 10 f); es ist nicht so hoch wie das Epithel des mittleren Fortsatzes und enthält auch weder Drüsen- noch Nesselzellen, vielmehr besteht es einzig und allein aus kleinen Zellen, die fadendünn sind und an ihrem peripheren wie centralen Ende sich ein wenig verbreitern (Fig. 4 und 9); sie tragen eine Geissel und enthalten einen Kern, der trotz seiner Kleinheit eine Anschwellung des Zellenkörpers bedingt. Der Kern liegt nie im peripheren Ende, sondern entweder ungefähr in der Mitte oder mehr oder minder der Basis genähert. Die beschriebenen Zellen sind die feinsten im Actinienkörper; so sehr sie auch hierdurch sich am meisten den Sinneszellen anschliessen, so verlängern sie sich doch nie in einen Nervenfaden und können daher nicht den Nervenepithelien zugerechnet werden. Damit stimmt auch überein, dass in dem Flimmerstreifen keine Nervenfasern durch Zerzupfen nachgewiesen werden können.

Auf gefärbten Quer- und Längsschnitten lenken die Flimmerstreifen die Aufmerksamkeit des Beobachters durch ihr lebhaftes Colorit auf sich. Dies kömmt daher, dass die Kerne dicht gedrängt in mehreren Schichten über einander liegen. Nur die Peripherie enthält, wie schon bei der Beschreibung der Einzelzellen hervorgehoben wurde, keine Kerne, so dass ein ungefärbter Saum entsteht, der entsprechend der Feinheit der Zellen zart längsstreifig aussieht. Unter dem Epithel fehlt die beim Nesseldrüsenstreifen vorhandene feinkörnige Masse der Nervenfäserchen, so dass auch hierdurch die Ansicht, dass an den Flimmerstreifen keine nervösen Elemente vorkommen, ihre Bestätigung findet.

Längsschnitte (Fig. 5) durch die Flimmerstreifen zeigen ferner eine wellige Contour der Oberfläche, indem die Höhe des Epithels in regelmässiger Wiederholung ab- und zunimmt. Da die Basis der Zellen dabei eine glatte Linie bildet, so ist die Bindesubstanz der Stützlamelle nicht an der Emporwölbung der Oberfläche der Flimmerstreifen betheiligt. Einer jeden welligen Erhebung entsprechend nimmt das Epithel in so fern eine etwas andere Beschaffenheit an als die Kerne hier grösser werden und bis an die Oberfläche des Epithels reichen.

Die hervorgehobene Eigenthümlichkeit der Flimmerstreifen kann übrigens schon an Flächenpräparaten deutlich erkannt wer-

den. Während der Drüsenstreifen eine glatte Oberfläche besitzt, ist die Oberfläche der Flimmerstreifen mit queren schon von Lacaze Duthiers wahrgenommenen Wülsten bedeckt. In jedem Wulste zieht sich ein querer Zug grösserer Kerne zwischen den ausserordentlich kleinen Kernen, wie sie sonst im Flimmerstreifen vorkommen, hindurch.

Durch die besondere Gestaltung seiner Zellen ist das Epithel der Mesenterialfilamente nur auf der Höhe des unpaaren und der paarigen Fortsätze ausgezeichnet, in den seitlichen Partieen dagegen und in den Einbuchtungen zwischen den Fortsätzen besitzen die Epithelzellen den Charakter, wie er ihnen sonst im Bereich des Entoderms zukommt. Sie sind blasig aufgetrieben oder von trüben grösseren und kleineren Körnchen durchsetzt; nur selten finden sich dazwischen isolirte Drüsenzellen. Die Drüsenstreifen und die Flimmerstreifen werden so durch eine dazwischen geschobene Partie gewöhnlicher Zellen von einander getrennt. Dabei ist kein allmähliger Uebergang der einen Zellform in die andere nachweisbar, sondern scharf und unvermittelt setzt sich die Reihe der specifisch geformten Epithelzellen gegen ihre Umgebung ab. Noch deutlicher als bei Sagartia, auf welche sich die Figur 10 Tafel V bezieht, ist dies bei Anthea cereus und Adamsia diaphana, weil hier das gewöhnliche Entodermepithel von den parasitischen gelben Zellen angefüllt ist, während dieselben in den Drüsen- und Flimmerstreifen fehlen.

Die Dreitheilung, welche das obere Ende des Mesenterialfilaments auszeichnet, ist von Heider beobachtet, aber nicht richtig beurtheilt worden. Heider übersah die verschiedene Beschaffenheit des Epithels in den einzelnen Partieen und übersah ferner, dass alle 3 Theile ein zusammengehöriges Ganze bilden; so konnte er zur Ansicht kommen, dass stellenweise am freien Rand der Septen 3 Mesenterialfilamente neben einander existiren, was niemals der Fall ist.

Wie wir schon hervorgehoben haben, besitzt das Mesenterialfilament nicht an allen Orten die gleiche Beschaffenheit, es kann seinen Charakter in zweierlei Weise verändern, einmal indem der Drüsenstreifen verloren geht, zweitens indem die Flimmerstreifen eine Rückbildung erfahren.

Der Drüsenstreifen sammt dem in ihm gelegenen Nervenstrang ist am stärksten ausgebildet an den Septen, die sich an den Magen inseriren, er ist dagegen schwächer an den unvollkommenen Septen. Hier wird er mehr und mehr durch die Ausbreitung des

gewöhnlichen Epithels zurückgedrängt und kann schliesslich ganz abhanden kommen. Dann fehlt auch der mittlere Fortsatz der Stützlamelle und wir erhalten die in Figur 14 abgebildete Form des Mesenterialfilaments, wo die Stützlamelle am freien Ende sich in zwei Flügel spaltet. Die Flügel tragen nur die Flimmerstreifen, die durch trübes Epithel von einander getrennt werden.

Umgekehrt gehen die Flimmerstreifen bei allen Septen verloren, wenn man der Septenbasis sich nähert und es bleibt nur der Drüsenstreifen übrig (Fig. 13). Schon in der Gegend wo das Mesenterialfilament sich in mäandrische Windungen legt, greift diese Veränderung Platz. Auf einem Querschnitt sieht man dann, dass die Stützlamelle des Septum bis an ihr Ende einfach bleibt und nur am Rande sich verbreitert. Das marginale Epithel besteht vorwiegend aus Drüsen- und Nesselzellen und umschliesst einen nicht unbedeutenden Nervenstrang (n); von dem trüben Epithel der Septenseiten setzt es sich durch eine dem Rand parallele Einschnürung ab. Das Mesenterialfilament wird daher allein aus dem Drüsenstreifen gebildet.

Worin besteht nun die Function der Mesenterialfilamente? Diese Frage wird in der Neuzeit wohl allgemein dahin beantwortet, dass die Filamente secretorische Organe sind, dass ihre Drüsenzellen verdauende Säfte bereiten und die Nesselzellen zum Abtödten etwaiger lebend aufgenommener Thiere dienen. Dieser neuerdings auch von Heider vertretenen Ansicht stimmen wir gleichfalls auf Grund unserer Beobachtungen über den Bau bei. Indessen kann eine secretorische Function nur dem als Drüsenstreifen bezeichneten Abschnitt des Mesenterialfilaments zukommen; die Flimmerstreifen dagegen haben offenbar eine andere Bedeutung; sie sollen den Inhalt der Körperhöhlen in Bewegung halten, die verdauten Massen aus dem einheitlichen unter dem Magen gelegenen Raum in die Gastralfächer überleiten und auf diese Weise den Geweben ernährende Säfte zuführen. Dafür spricht vornehmlich der Umstand, dass die Flimmerstreifen im oberen Theil der Mesenterialfilamente vorkommen und im unteren fehlen.

Als ein dritter Punkt verdient endlich der Reichthum an Nervenfasern Berücksichtigung. Ein Theil derselben wird wohl die Drüsen und Nesselzellen zu versorgen haben; ihre grosse Menge macht es aber unwahrscheinlich, dass alle ausschliesslich diesem Zwecke dienen, und lässt den Gedanken aufkommen, dass in den Filamenten auch die Nervenbahnen verlaufen, welche das entodermale und ektodermale Nervensystem in Verbindung setzen.

Auffallend ist es jedenfalls, dass die Nervenmasse in den an den Magenrand sich ansetzenden Filamenten am stärksten ist.

5. Die Acontien.

Nachdem schon mehrere Autoren, wie Milne Edwards (32), Duchassing und Michelotti (14) u. A., die mit Nesselkapseln ausgerüsteten Fäden, welche bei manchen Actinien auf äussere Reize hin durch Poren der Körperwand hervorgeschnellt werden, erwähnt hatten, unterschieden Gosse (18) und Thorell (42) dieselben zum ersten Male mit Bestimmtheit von den Mesenterialfilamenten, mit denen sie vielfach für identisch gehalten worden waren. Gosse nannte sie Acontien und schilderte sie als flache bandförmige Streifen, deren Ränder gegen einander eingekrümmt werden können, so dass eine Art Canal entsteht; nach seiner Darstellung entspringen sie von den Mesenterien der Filamente, gewöhnlich ein Paar an einem Septum, an sehr verschiedenen Punkten, sie sind bewimpert und reichlich mit Nesselkapseln versehen und scheinen somit nichts als besonders modificirte Mesenterialfilamente zu sein. Auf Reize hin werden sie, sei es durch den Mund, sei es durch besondere Oeffnungen der Körperwand, die Cinclides, nach aussen geschleudert und nachdem sie in Function getreten sind, allmählig in das Innere zurückgezogen. Da keine besonderen Muskelfasern vorhanden sind, so muss die Sarkode, welche die Grundsubstanz der Acontien bildet, selbst mit Contractilität begabt sein.

Dieser Darstellung Gosse's stimmte Stoliczka im Wesentlichen bei, während die meisten übrigen Forscher, z. B. Heider und Lacaze Duthiers nach wie vor die Mesenterialfilamente und Acontien für ein und dasselbe erklärten, wie dies schon oben hervorgehoben wurde. Der Unterschied zwischen beiden soll nur darauf hinauslaufen, dass die Mesenterialfilamente noch völlig an den Septen anhaften, die Acontien dagegen auf eine grosse Strecke abgelöst sind; jedes Mesenterialfilament könne somit zu einem Acontium werden; wie denn auch erstere öfters in grösserer Anzahl am freien Septenrand entstehen. Im weiteren Verfolg seiner irrthümlichen Anschauung entwirft v. Heider vom Bau der Mesenterialfilamente ein Bild, dem die Acontien zu Grunde liegen. Er unterscheidet eine bindegewebige Axe und ein Epithel; erstere ergiebt auf dem Querschnitt eine Tförmige Figur, indem sie aus zwei längeren und einem kürzeren Fortsatz besteht, von welchen der letztere normalerweise die Verbindung mit dem Septum be-

werkstelligt und bei abgerissenen Acontien aus dem Epithel hervorragt; im Epithel kommen Drüsen und Nesselzellen vor und ausserdem eine feinkörnige Schicht von Interbasalsubstanz, wie sie vom Verfasser auch im Ektoderm der Tentakeln und der Mundscheibe nachgewiesen worden ist.

Unter den von uns beobachteten Actinien sind nur die Sagartia parasitica und die Adamsia diaphana, und zwar besonders reichlich die Sagartia, mit den Acontien ausgestattet. Bei beiden Arten sind es lange, wurmförmig sich bewegende, aufgeknäuelte Fäden, die sich von den gelblichen Mesenterialfilamenten schon durch ihre glänzend weisse oder schwach violette Färbung unterscheiden, was aus dem ganz ausserordentlichen Reichthum an Nesselzellen erklärt werden muss; nach aussen hervorgeschnellt werden sie nur ganz langsam in das Körperinnere zurückgezogen. Die Fäden entspringen nicht wie Stoliczka angiebt in der Nähe des Schlundrohrs, sondern an der Basis der Septen, an einer Stelle, welche Stoliczka nur für einen inconstanten und accessorischen Befestigungsort hält und welche durch das Ende der Mesenterialfilamente gekennzeichnet ist. Von diesem Ende ist der Anfang der Acontien (Taf. X, Fig. 5 ω) durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, doch wird eine Verbindung durch eine feine Lamelle hergestellt, die nach Art eines Mesenterium das Acontium an das Septum befestigt. Die Ursprungsstelle liegt übrigens nicht auf der Kante des Septum, sondern ein wenig zur Seite.

Den feineren Bau der Acontien haben wir im Wesentlichen so gefunden, wie ihn v. Heider geschildert hat. In der Axe verläuft ein Bindegewebsstrang, der auf dem Querschnitt gesehen (Taf. V, Fig. 11) eine halbmondförmige Gestalt ergiebt. Mitten zwischen den beiden Hörnern des Halbmonds erhebt sich der Fortsatz, den Heider als die Verbindung mit dem Septum betrachtet; derselbe geht jedoch nur an der Basis in das mit dem Septum verwachsene Mesenterium über, im Uebrigen ist er vom Epithel allseitig umhüllt und ragt nicht aus demselben hervor. Die Grundsubstanz des Bindegewebes erscheint auf dem Querschnitt nahezu homogen, dagegen fein längsstreifig und fibrillär, wenn man die Axe an Macerationspräparaten vom bedeckenden Epithel befreit. Die in ihr enthaltenen Zellen sind spindelig oder sternförmig.

Das Epithel besteht auf der Seite, welche der Concavität des Halbmonds entspricht, aus trübkörnigen Entodermzellen, zwischen denen nur wenige Drüsenzellen liegen, auf der entgegengesetzten Seite dagegen fast ausschliesslich aus Nesselzellen. Die Nessel-

kapseln gehören zu der stark lichtbrechenden Form und stehen dicht gedrängt wie eine Reihe Pallisaden neben einander. Viel seltener sind Drüsenzellen, von denen etwa eine auf 10 Nesselzellen gerechnet werden kann. Nur an den Rändern, wo die convexe und die concave Seite in einander übergehen, ändert sich das Verhältniss, indem hier viele Drüsen- und nur wenige Nesselzellen liegen. Durch Zerzupfen und Zerklopfen von Epithelfetzen (Taf. V, Fig. 12) werden ferner noch Stütz- und Sinneszellen isolirt, ganz ebenso wie bei den Mesenterialfilamenten. Zwischen das Epithel und die Stützsubstanz schiebt sich endlich noch eine feine Schicht von Nerven- und Muskelfasern ein, welche jedoch nur der convexen Seite zukommt, auf der concaven dagegen fehlt. Die Nervenfasern kann man an den Acontien, deren Drüsenzellen meist blasig und durchsichtig sind, schon bei der Betrachtung von der Fläche erkennen; sie überziehen die axiale Stützsubstanz mit einem spinnewebenartigen Gewirr feinster nach allen Richtungen sich kreuzender Fäserchen; auf Querschnitten bilden sie die feinkörnige Masse der Interbasalsubstanz, die von den centralen Enden der Stützzellen durchbohrt wird; an Isolationspräparaten bleiben sie im Zusammenhang mit dem Epithel und sind so zu zarten Fibrillenbündeln vereint.

Die Muskelfasern (Fig. 11 m) sind viel feiner als die Muskelfasern an anderen Orten des Actinienkörpers und daher leicht zu übersehen; da sie longitudinal verlaufen, erscheinen sie auf Querschnitten als kleine dunkle Körnchen, die unmittelbar auf der Stützlamelle liegen; isolirt unterscheiden sich die Fasern von den Nervenfibrillen durch ihre schärfere Contour und grössere Dicke; sie sind dabei nicht mit Kernen versehen, so dass wir wohl annehmen müssen, dass besondere Muskelkörperchen noch fehlen und dass wie auch sonst im Entoderm ein Theil der Epithelzellen gleichzeitig die Bedeutung von Matrixzellen der Muskulatur besitzt.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergiebt sich, dass die Acontien als fadenförmige Nesselbatterien anzusehen sind; ihre secretorische Bedeutung tritt dem gegenüber in den Hintergrund. Dies äussert sich auch in ihrer Verwendung, indem die Acontien als Vertheidigungs- und Angriffswaffen nach aussen hervorgeschnellt werden. Da Letzteres bei den vorwiegend drüsigen Mesenterialfilamenten nicht der Fall ist, so können beide Arten von Fäden nicht, wie Heider will, für vollkommen gleiche Bildungen, von denen die eine aus der anderen hervorgeht, gehalten werden. Wenn auch Acontien und Mesenterialfilamente im Bau einander

ähnlich sind, so unterscheiden sie sich doch von einander, abgesehen von der Befestigungsweise, noch dadurch, dass 1. bei den einen Muskeln vorkommen, welche bei den anderen fehlen, dass 2. bei den einen die Nesselzellen, bei den anderen die Drüsenzellen überwiegen. Die Verschiedenheit der Gestalt lässt sich am besten aus den Figuren der Tafel V (Fig. 10. 13. 14 und Fig. 11) entnehmen, die alle bei derselben Vergrösserung gezeichnet sind.

Zweites Kapitel.

Anatomie und Histologie von Cerianthus, Edwardsia und Zoanthus.

An die Actinidae werden gewöhnlich einige kleinere Gruppen von Fleischpolypen angereiht, deren Bau im Ganzen noch wenig erforscht und deren systematische Stellung daher noch eine unklare ist. Es sind dies die Cerianthiden, die Edwardsien, die Zoanthinen und andere mehr. Da wir über dieselben auch eine Anzahl Beobachtungen gesammelt haben, erschien es uns am zweckmässigsten, sie noch für sich in einem zweiten Kapitel zu besprechen. Im Voraus mag hier nun gleich bemerkt werden, dass die histologische Untersuchung von uns hier weniger eingehend, als bei den eigentlichen Actinien vorgenommen wurde; sie ist, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, eine mehr cursorische geblieben. Macerations- und Isolationspräparate wurden nur von den Cerianthiden und auch hier nur nebenbei angefertigt; dagegen wurden überall die verschiedenen Organe auf Querschnitten untersucht. Dadurch glauben wir immerhin soweit gekommen zu sein, dass die von uns erhaltenen Resultate, zumal wenn man die bei den Actinien aufgefundenen Verhältnisse zum Vergleich heranzieht, einen ziemlich vollständigen Einblick auch in die Anatomie der obengenannten kleineren Gruppen von Fleischpolypen gestatten werden.

1. Die Cerianthidae.

Von den Cerianthiden wurden 2 Arten, Cerianthus membranaceus und Cerianthus solitarius (Rapp) untersucht. Die erstere ist schon Gegenstand einer eingehenden Darstellung von Jules Haime (20) gewesen, welcher die gröberen anatomischen Verhältnisse im Ganzen richtig beschrieben hat. Dagegen

werden seine Angaben ungenau und falsch, wo zur Feststellung des anatomischen Details das Mikroskop zu Rathe gezogen werden muss. So bleibt der Bau der Mundscheibe, der Tentakeln, des Mauerblattes, die Anordnung der Muskulatur etc. theils unaufgeklärt, theils wird sie falsch beschrieben. Seit Jules Haime aber hat sich kein neuerer Zoologe wieder mit dem Cerianthus befasst. Ueber die zweite Art liegt nur eine kurze Beschreibung von Rapp (37) vor.

Indem wir eine genauere Berücksichtigung der Literatur uns für die Schilderung der Einzelverhältnisse vorbehalten, gehen wir zur Darstellung unserer Beobachtungen über, die wir in derselben Reihenfolge, wie bei den Actinidae, abhandeln. Wir beschreiben daher zunächst:

a. Die Mundscheibe und ihre Tentakeln.

Die kleine Mundscheibe von Cerianthus ist mit zwei Kränzen von Tentakeln versehen, welche durch einen breiteren Zwischenraum von einander getrennt sind, der äussere Kranz liegt am peripheren Rand der Mundscheibe, wo diese in das Mauerblatt übergeht, der innere Kranz umgiebt den Eingang zum Schlundrohr. Sowohl die äusseren grösseren als auch die inneren kleineren Tentakeln laufen in eine feine Spitze aus und sind weniger contractil als bei den meisten Actinien.

An feinen Querschnitten durch Mundscheibe und Tentakel unterscheidet man wieder Ektoderm, Stützlamelle und Entoderm. Das Ektoderm ist überall sehr deutlich in die uns schon bekannten drei Unterschichten gesondert; von diesen zeichnet sich das Epithel noch mehr als bei den Actinien durch eine so ausserordentliche Länge und Feinheit seiner Elemente aus, dass wohl Jeder, der sich mit ihrer Isolirung beschäftigen möchte, durch den ungewohnten Anblick zuerst überrascht sein würde. Isolationen wurden von uns nur an dem Epithel des Tentakels vorgenommen und konnten hierbei wieder Stütz und Sinneszellen erkannt und trotzdem sie beide sehr lang und ganz fadenförmig sind, auseinandergehalten werden (Taf. VIII, Fig. 14). Die Stützzellen (b) sind stets nach oben verbreitert und mit zahlreichen Flimmern besetzt und schwellen basalwärts in characteristischer Weise zu einem kleinen Fussplättchen an. An manchen Stellen enthalten sie im Protoplasma kleine braune Pigmentkörnchen, durch welche die abwechselnd braune und weisse Färbung des Körpers bedingt wird. Die Sinneszellen (a) laufen nach der Epitheloberfläche zu

in eine feine Spitze aus, welche gewöhnlich nur für eine Geissel Raum bietet, und gehen mit ihrem basalen Fortsatz in zwei zarte Nervenfibrillen über. Ausser beiden Elementen finden sich noch zahlreiche Nesselzellen und an der Mundscheibe gesellen sich zu ihnen in reicher Menge Drüsenzellen, die an Querschnitten den gleichen Anblick wie bei den Actinien darbieten (Taf. VIII, Fig. 15 d). Die Oberfläche der Tentakeln ist mit einem Wald von Flimmern, mit einzelnen längeren Tasthaaren und den eigenthümlichen, zu Kegeln vereinten Wimpern bedeckt (Taf. VIII, Fig. 4).

Die Nervenschicht (n) ist an Querschnitten recht deutlich zu sehen; auch stellten wir sie vom Tentakel isolirt dar, indem wir in der früher angegebenen Weise das Epithel abpinselten. Dabei kann man wahrnehmen, dass in dem Geflecht feiner Nervenfibrillen ab und zu kleine Ganglienzellen eingebettet sind. Dagegen haben wir von der Nervenschicht der Mundscheibe kein Flächenpräparat erhalten, weil die Untersuchung auf manche Schwierigkeiten stösst. Die bedeutendere Höhe des Epithels, die Schleimabsonderung, der doppelte Kranz von Tentakeln, welche sich über die zu macerirende Fläche herüberlegen, verhindern eine gleichmässige Einwirkung des Reagens, wie sie zur Anfertigung solcher Präparate erforderlich ist. Daher war auch am Meere vorbereitetes und nach Hause mitgenommenes Material, mit welchem wir die noch vorhandenen Lücken ausfüllen wollten, nicht für die gewünschten Zwecke brauchbar. In Folge dessen müssen wir es unentschieden lassen, ob die peristomale Nervenschicht der Cerianthiden mit einem grösseren Reichthum an Ganglienzellen ausgestattet und dadurch zu einer Art nervösen Centralorgans wie bei den Actinidae geworden ist.

Zu neuen Ergebnissen führte die Untersuchung der unter der Nervenschicht gelegenen Muskulatur. Dieselbe ist an den Tentakeln und an der Mundscheibe in verschiedener Weise entwickelt; an den Tentakeln bildet sie eine dünne Lamelle von langen Fasern, die in einer Ebene, eine neben der anderen, angeordnet sind; an der Mundscheibe dagegen (Taf. VIII, Fig. 15 m) stellt sie ein ansehnliches Stratum dar, das an Höhe fast dem Epithel gleichkommt. Das Stratum setzt sich aus zahlreichen radial angeordneten, dünnen Muskelblättern zusammen, die senkrecht zur Oberfläche der Mundscheibe stehen. Jedem Muskelblatt dient zur Grundlage eine dünne homogene Stützlamelle, die auf dem Durchschnitt noch eben doppelt contourirt erscheint, am unteren Rande mit der Stützlamelle (s) der Mundscheibe zusammenhängt und nach der Nervenschicht (n) zu einen freien Rand besitzt. Auf

ihren beiden Seiten wird sie von parallel verlaufenden Muskelfasern bedeckt, die auf unseren Querschnitten als glänzende Körner sichtbar sind. An der Mundscheibe der Cerianthiden hat mithin die Muskulatur eine mächtigere Entwicklung als bei den Actinidae erfahren. Eine ursprünglich glatte Muskellamelle hat sich in dünne und hohe Falten gelegt, die wie die Blätter eines Buches dicht aneinander gepresst sind und so ein dickes Muskelstratum darstellen.

An den Tentakeln wurden die Elemente der Muskulatur isolirt, lange, dünne, glatte Fasern, die an einer Seite (Taf. VIII, Fig. 7) von etwas körnigem Protoplasma, das sich hie und da in kleine Zipfel erhebt, bedeckt werden. Wenn die Isolation gut gelungen ist, trifft man noch in der Mitte der Muskelfaser ein besonderes eigenthümlich gestaltetes Muskelkörperchen an. Es beginnt an der Faser mit einer verbreiterten Basis, verschmälert sich zu einem dünnen Faden, welcher, wenn wir uns die Theile in ihrer natürlichen Anordnung vorstellen, die Nervenschicht durchsetzen muss, und verdickt sich zuletzt wieder zu einem spindeligen Theil, der in seinem Innern den Kern birgt und zugespitzt endet. Das derartig beschaffene Muskelkörperchen ragt selbstverständlich noch in das Epithel hinein, bei der ausserordentlichen Höhe desselben nimmt es aber an der Oberflächenbegrenzung nicht mehr Theil, sondern dringt höchstens bis etwa zur Mitte vor. Wir haben hier eine interessante Form von Muskelzellen kennen gelernt; sie bildet gleichsam einen Uebergang von den Epithelmuskelzellen, wie sie bei Hydra zuerst aufgefunden wurden und wie sie im Entoderm der Actinien vorkommen, zu subepithelialen Muskelzellen, wie sie sich z. B. im Ektoderm der Actinien finden.

Die mittlere Körperschicht zeichnet sich bei den Cerianthiden durch ihre grosse Einfachheit aus; sie ist an den Tentakeln sowohl als auch an der Mundscheibe (Taf. VIII, Fig. 15 s) eine ziemlich dünne Lamelle, die auf dem Querschnitt homogen ist, bei Betrachtung von der Fläche eine feine Faserung erkennen lässt. An der Mundscheibe gibt sie den früher erwähnten, äusserst dünnen Blättern den Ursprung, welche den ektodermalen Muskelfasern zur Stütze dienen. In der mittleren Körperschicht fehlen besondere Bindegewebszellen; im Vergleich zu den Actinien bedingt dies wieder einen wichtigen Unterschied.

Auch das Entoderm der Cerianthiden unterscheidet sich in einer zwar geringfügigen, aber immerhin nicht uninteressanten Einrichtung von dem Entoderm der Actinien. Während nämlich bei

diesen die einzelnen entodermalen Epithelzellen nur eine einzige aber kräftige Geissel tragen, sind sie dagegen bei den Cerianthiden mit einem Büschel zarter Flimmern bedeckt (Taf. VIII, Fig. 5 u. 6). Fast alle Entodermzellen haben an ihrer Basis eine kurze contractile Faser abgeschieden und haben so an der Innenseite der Tentakeln und der Mundscheibe eine entodermale Muskellamelle erzeugt, deren Fasern circulär verlaufen und die Richtung der ektodermalen Muskelfasern rechtwinklig kreuzen (Taf. VIII, Fig. 15). Ihre Isolation gelingt leicht, namentlich an den Tentakeln. Die Epithelmuskelzellen übertreffen an Grösse diejenigen der Actinien, sie sind breiter und protoplasmareicher und sitzen je einer contractilen Faser breit auf. Parasitische Zellen oder andere Einschlüsse fehlen in ihrem feinkörnigen Protoplasma.

b. Das Mauerblatt.

Bei den Cerianthiden wird das Mauerblatt von einer Schleimschicht eingehüllt, die sich leicht als eine Hülse im Zusammenhang abziehen lässt, nach einiger Zeit aber von der Oberhaut wieder erzeugt wird. Bei grossen Exemplaren ist es ganz beträchtlich dick (Taf. VIII, Fig. 11) mit Ausnahme des hintersten Abschnittes, an dem es plötzlich dünn und durchscheinend wird. Unter den älteren Beobachtern lässt Rapp (37) das Mauerblatt aus drei Häuten zusammengesetzt sein: 1) aus einer äusseren weichen und etwas schwammigen Haut, von welcher die Schleimröhre secernirt wird, 2) aus einer mittleren muskulösen Haut, die längsfaserig ist, und 3) aus einer innersten, glatten und dünnen Haut, welche in die Höhle des Thieres Schleim absondert. Die kurze Darstellung Rapp's gibt eine weit richtigere Vorstellung als die später erschienene ausführlichere Beschreibung von J. Haime (20). Zwar erkennt derselbe, dass den einzelnen Schichten Rapp's eine complicirtere Structur zukommt, aber mit der Anfertigung von Macerationspräparaten ist er nicht zu Stande gekommen; dadurch wird seine detaillirtere Beschreibung unverständlich und fehlerhaft. An der Haut unterscheidet er 4 besondere Schichten als couche épidermique, couche pigmentale, couche de nématocystes und couche profonde. Die drei ersten von ihnen stellen unsere Epithellage dar, sind daher eine einfache Schicht und nicht wie Jules Haime glaubt, verschieden differenzirte übereinandergelegene Zellenstraten. Die couche profonde dagegen scheint unserer Nervenfaserschicht zu entsprechen. Denn er sagt von ihr, dass ihre Elemente viel weniger deutlich und mit einander inniger

verbunden sind, als bei den 3 anderen Straten, dass sie eine sehr zarte und wenig resistente, aber ganz zusammenhängende Membran bilden; die Membran beschreibt er als sehr transparent und lässt sie aus kleinen Granulationen mit kurzen, unregelmässigen und verschieden gekreuzten Streifen bestehen. Wenn unsere Deutung die rechte ist, so würde Jules Haime wohl zuerst die Nervenschicht der Zoantharien vor Augen gehabt und beschrieben haben. Auf die Haut lässt der französische Forscher die Tunica muscularis folgen, von welcher er irrthümlicher Weise angiebt, dass sie von 2 Lagen gekreuzter Fasern, von äusseren circulären und inneren longitudinalen gebildet sei.

Von dem Sachverhalt gewinnt man leicht eine richtige Vorstellung durch Anfertigung feiner Querschnitte, wie ein solcher auf Taf. VIII, Fig. 11 bei mittlerer Vergrösserung abgebildet worden ist. Er bietet einen ganz anderen Anblick als ein Durchschnitt durch das Mauerblatt einer Actinie dar. Von den drei Hauptschichten des Körpers ist das Ektoderm aussergewöhnlich mächtig; zu der bei den Actinien allein vorhandenen Epithellage sind bei Cerianthus 2 weitere Schichten hinzugetreten, ein mächtiges Muskelstratum (m) und zwischen ihm und dem Epithel eine wohl ausgeprägte Nervenschicht (n). Das Epithel enthält so ausserordentlich lange und feine Elemente, dass es an Querschnitten nicht möglich ist, eine Zelle von der Basis bis zur Peripherie in continuo zu verfolgen; vielmehr erscheint die ganze Schicht fein längsgestreift, die kleinen Kerne liegen auf verschiedener Höhe, am dichtesten aber in einer mittleren Zone. Dazwischen erblickt man Nesselzellen verschiedener Art und Drüsenzellen. Ueber die genauere Form und Beschaffenheit aller dieser Theile können wir nichts Näheres angeben, da wir sie nicht im isolirten Zustand vor Augen gehabt haben.

Die Nervenschicht (n) tritt an Querschnitten wegen ihrer besonders starken Entwicklung mit einer grossen Klarheit hervor; sie erscheint theils feinkörnig, theils feinfibrillär; sie wird von zahlreichen senkrechten Fasern durchsetzt, welche bis zum Muskelstratum hinabreichen und die basalen Enden von einem Theil der Epithelzellen sind.

Das Muskelstratum (m) ist an dem Mauerblatt ebenso wie an der Mundscheibe gebaut. Es setzt sich wieder aus zahlreichen einzelnen Blättern zusammen, die senkrecht zur Körperoberfläche und longitudinal gestellt sind. Unterhalb des marginalen Tentakelkranzes sind die Blätter schmal und nehmen von da bis zur Körper-

mitte an Breite rasch zu. Nahe dem hinteren Körperende verschmälern sie sich dann plötzlich wieder und bewirken so, dass die Körperwand in Folge der eingetretenen Verdünnung durchscheinend wird. An jedem Muskelblatt unterscheidet man eine dünne Membran, die von der Stützlamelle entspringt, und auf ihren beiden Flächen longitudinal verlaufende, ziemlich dicke Muskelfasern. Die zu letzteren gehörigen Zellenkörper scheinen uns zum Theil noch im Epithel zu liegen; wenigstens beobachtet man an feinen Querschnitten oberhalb der Nervenschicht spindlige Zellenkörper (mz), welche sich nach abwärts in eine Faser verlängern und durch das Nervengeflecht hindurchtreten. Ein sicherer Aufschluss lässt sich natürlich nur durch gute Isolationen erreichen, die wir hier nicht erzielt haben.

Im Vergleich zu dem dicken Ektoderm ist die Stützlamelle, welche auch am Mauerblatt besondere Bindegewebszellen entbehrt, auffallend dünn. Ihrer glatten Innenfläche liegt die entodermale Muskulatur auf, deren Fasern circulär verlaufen. Dass diese mit der Basis von Epithelzellen zusammenhängen, kann nach den Isolationen, die von den Tentakeln gewonnen wurden, wohl keinem Zweifel unterworfen sein. An Querschnitten unterscheidet man im Entoderm noch zweierlei Arten von Drüsen, schmälere, die mit glänzenden Secretkörnchen erfüllt sind (d^2), und kuglig aufgetriebene mit einem mehr durchscheinenden und homogenen Inhalt (d^1).

Der vom flimmernden Entoderm ausgekleidete coelenterische Raum communicirt bei Cerianthus am hinteren verdünnten und abgerundeten Ende nach Aussen durch eine besondere kleine Oeffnung, welche bei keinem anderen Fleischpolypen bis jetzt beobachtet worden ist. Schon von Rapp ist dieser Analporus entdeckt und darauf von Jules Haime wieder beschrieben worden. Nach Letzterem soll er von energisch schlagenden Cilien und von kreisförmigen Muskelfasern, einer Art Sphincter, umgeben sein. Wir legten Durchschnitte durch den Porus und konnten uns hierbei nicht überzeugen, dass sich zum Verschluss der Oeffnung eine besondere Muskulatur, die als Sphincter bezeichnet werden könnte, entwickelt hat.

c. Das Schlundrohr.

Die von den Labialtentakeln umgebene Mundöffnung ist spaltförmig, begrenzt von 2 vorstehenden Lippen, die in zahlreiche Falten gelegt sind. Das Schlundrohr, welches vom Mund aus in

den coelenterischen Hohlraum hineinleitet, ist sehr weit und im Vergleich zu den eigentlichen Actinien kurz, indem es nach den Angaben von Haime nur den achten Theil der gesammten Körperlänge erreicht. Rapp bezeichnet es daher als kurzen Ring und lässt es in die allgemeine Körperhöhle, die er Magen nennt, an seinem hinteren Ende unmittelbar übergehen. Es hätte dies für Rapp ein Fingerzeig zu einer richtigen Beurtheilung der Actinien sein sollen, bei welchen er falscher Weise das Schlundrohr als einen blind geschlossenen Darm beschreibt. Mit einer interessanten Einrichtung des Schlundrohrs hat uns später Haime, dessen Angaben wir bestätigen können, bekannt gemacht. Von einem der beiden Mundwinkel aus verläuft eine tiefe Schlundrinne (Taf. I, Fig. 8x) nach abwärts, die mit vorspringenden — Haime bemerkt, gleichsam knorpelig aussehenden — Wülsten umgeben ist. Sie ist sowohl an Querschnitten, als auch dann leicht zu bemerken, wenn man das Schlundrohr der Länge nach aufschneidet, und setzt sich deutlich von der übrigen Wandung ab, die in zahlreiche feine Längsfalten gelegt ist. Das Vorkommen von nur einer Schlundrinne gibt uns ein Mittel an die Hand, beim Cerianthus verschiedene Regionen, eine dorsale und ventrale, eine linke und rechte Körperhälfte zu unterscheiden. Die Seite, welcher die Schlundrinne angehört, soll fortan als die ventrale bezeichnet werden. Mit dieser Bezeichnung weichen wir von Haacke (19 p. 294) ab, welcher auf Grund der Schilderung von Jules Haime in einer kürzlich erschienenen Arbeit über die Promorphologie des Cerianthus gehandelt hat. Wenn wir die von Haacke dorsal genannte Seite jetzt ventral nennen, so geschieht es, um eine Vergleichung mit den Alcyonarien zu ermöglichen, bei denen die Schlundrinne (Taf. I, Fig. 7x) nach Kölliker's Terminologie ventral verläuft. Es scheint uns dies ein wichtigeres Organisationsverhältniss zu sein, als die grössere Länge der dorsalen Septen der Alcyonarien, welche Haacke mit den 2 Richtungssepten des Cerianthus vergleicht.

Was den feineren Bau des Schlundrohrs (Taf. VIII, Fig. 16) anbetrifft, so wird das Ektoderm, mit dessen Beschreibung wir beginnen, von drei verschiedenen Schichten gebildet, indem sich zur Epithel- und Nervenschicht der Actinien auch noch eine besondere Muskellamelle hinzugesellt. Das Epithel ist, da beim Abtödten des Cerianthus sich alle Theile stark contrahiren, sehr ungleich hoch und gibt zur Entstehung zahlreicher Längsfalten Veranlassung, die schon bei Betrachtung von der Fläche bemerkt

werden. Auf einem Querschnitt erscheint in Folge dessen das Schlundrohr mit zahlreichen hohen Epithelzotten bedeckt, die durch tiefe Thäler von einander abgegrenzt sind. Die querdurchschnittenen Längsfalten des Epithels bieten in ihrer inneren Structur einen eigenthümlichen Anblick dar. An ihrer Basis sind die Zellen am niedrigsten und nehmen von da bis zum Faltenrand allmählich an Höhe bedeutend zu; sie werden dabei gleichsam zu feinen Fädchen ausgezogen, welche in der Mitte der Längsfalte zusammengedrängt einen fibrillären Strang bilden und einem Bindegewebs- oder Nervenbündel ähnlicher sehen, als einem epithelialen Theile. Nur der an die Oberfläche angrenzende Abschnitt der Epithelzellen besitzt eine grössere Breite und ist mit zahlreichen Flimmern bedeckt. Eine ähnliche nur durch Volumsveränderung der Epithelzellen bedingte Faltenbildung ist übrigens auch an der äusseren Haut, wenn der Körper oder die Tentakeln stark contrahirt sind, zu beobachten, die Richtung der Falten ist dann aber transversal zum verkürzten Theil, während sie am Schlundrohr eine longitudinale ist.

In der Schleimhaut des Schlundes liegen zahlreiche Nesselkapseln (c) und keulenförmige Drüsenzellen (d), die zum kleineren Theil einen homogenen Inhalt haben, zum grösseren Theil aber mit den uns schon von den Actinien her bekannten Körnern erfüllt sind. Unter der Nervenschicht (n), die an Querschnitten mit aller Deutlichkeit als ein ziemlich dicker Zug feiner Fibrillen erkannt werden kann, treffen wir noch eine besondere Muskellage (m) an, deren Fasern in longitudinaler Richtung der Stützlamelle aufgelagert sind. Die letztere ist dünn und zellenfrei und wird mit dem Mauerblatt dadurch innig verbunden, dass sich die sehr zahlreichen Septen insgesammt an sie ansetzen (Taf. I, Fig. 8. Taf. VIII, Fig. 16). Jeder Septeninsertion entspricht etwa eine der epithelialen Längsfalten, welche an dem Schlundrohr hinablaufen. Auf das Entoderm brauchen wir nicht näher einzugehen.

d. Die Septen mit den Geschlechtsorganen und Mesenterialfilamenten.

Von maassgebender Bedeutung für die Stellung der Cerianthiden im System der Polypen ist unstreitig das Studium ihrer Septen; die Zahl derselben ist eine recht beträchtliche. Bei einem kleinen Cerianthus solitarius (Rapp), welcher uns zu Querschnitten diente, von denen einer auf Tafel I, Figur 8 dargestellt ist, beläuft sie sich bereits auf 46; bei älteren Thieren wird sie noch grösser und beträgt mehr als 100. Wie schon Jules Haime

beschreibt und abbildet, enden die Septen in einiger Entfernung vom hinteren Körperabschnitt, der somit allein vom Mauerblatt gebildet wird. Eine Ausnahme machen jedoch 2 Septen, welche in der Gegend der Schlundrinne liegen und dicht bei einander in geschlängeltem Laufe als niedrige Falten nach abwärts bis zum Analporus hin zu verfolgen sind. Sie fassen einen mässig tiefen Kanal zwischen sich, welcher die Schlundrinne gleichsam bis zum Analporus hin vervollständigt. Sie sollen fortan als die 2 Richtungssepten (z) von den übrigen unterschieden werden. Die übrigen Septen sind unter sich von verschiedener Länge; am längsten sind diejenigen, welche zunächst an die Richtungssepten angrenzen und mithin der ventralen Körperhälfte des Cerianthus angehören, von da verkürzen sie sich immer mehr, bis sie in der Mitte der Rückenseite etwa nur noch halb so lang als ventralwärts sind.

Beim Cerianthus setzen sich alle Septen, so gross auch ihre Anzahl sein mag, an das Magenrohr an, wobei sie alle in ziemlich gleichen Abständen von einander gestellt sind. Nirgends treten sie zu besonderen Paaren zusammen, wie dies bei allen Actinien in stets wiederkehrender und characteristischer Weise der Fall ist. Schon Jules Haime hat diesen wichtigen Unterschied erkannt und in dem kurzen Satz hervorgehoben: Il est à remarquer que les lames mésentéroides ne sont pas géminées, comme on le voit dans les Actinies. Da das in einer Richtung comprimirte Schlundrohr in seiner Form dem cylindrischen Mauerblatt nicht entspricht, ist der Abstand zwischen Schlund- und Körperwand ein wechselnder und müssen in Folge dessen auch die zwischen beiden ausgespannten Septen in ihrer Breite variiren. Am schmalsten sind sie an der Bauchseite und unter diesen wieder namentlich die zwei Richtungssepten, die dem Grund der Schlundrinne entlang ihre Insertion finden und sich dann nach abwärts bis zum Analporus hinziehen. Von hier nehmen die Septen allmählich an Breite zu und erreichen ihr Maximum in der Mitte der linken und rechten Körperhälfte, um dann wieder nach der dorsalen Seite zu schmäler, doch nie so schmal, wie ventralwärts zu werden. In Folge dieser verschiedenen Grössenverhältnisse ist es auf einem Durchschnitt immer leicht, sich über die Anordnung der Septen zu orientiren. Man wird sofort die beiden Richtungssepten (Taf. I, Fig. 8z) herauserkennen, erstens wegen ihrer geringen Breite und zweitens wegen ihrer Insertion am Grund der Schlundrinne. Auch ist das Fach, das von den beiden Richtungssepten begrenzt wird und daher Richtungsfach genannt werden mag, durch seine ganze Form

von anderen Fächern zu unterscheiden. Während diese ziemlich schmal und hoch sind, ist jenes breit und niedrig und gewinnt so auf dem Durchschnitt eine quadratische Form.

Aus Allem, was bisher über den inneren Bau des Cerianthus aufgefunden wurde, geht immer deutlicher hervor, wie berechtigt es ist eine dorsale und eine ventrale Körperhälfte zu unterscheiden. Denn es gründet sich dieser Unterschied auf eine ganze Summe von Einrichtungen, die wir kurz zusammenfassen: er gründet sich auf die Anwesenheit einer unpaaren Schlundrinne und zweier Richtungssepten, die in der Verlängerung der Schlundrinne allein bis zum Analporus hinabreichen, ferner auf die geringere Breite der ventralen Septen und die besondere Beschaffenheit des Richtungsfaches, endlich darauf, dass die Längsmuskulatur der Körperwand einem dorsalen Streifen entsprechend erheblich verdünnt ist (Taf. I, Fig. 8).

Die geringe Differenzirung, die wir bei Cerianthus in der Anordnung der Septen kennen lernten, spricht sich nicht minder auch in ihrem histologischen Bau aus. Wenn wir von den Geschlechtsorganen und Mesenterialfilamenten noch absehen, so sind es zarte durchscheinende Platten, denen eine dünne zellenlose Bindegewebslamelle zur Stütze dient. Beide Seiten sind von spärlichen Muskelfasern bedeckt, die transversal von der Körperwand zum Schlundrohr verlaufen und leicht übersehen werden können. Ihre Function kann nur darin bestehen, eine Erweiterung des Schlundrohrs herbeizuführen. Dass die kurzen Muskelfasern Epithelmuskelzellen angehören, dass ausserdem im Entoderm der Septen auch noch Drüsenzellen vorkommen, sind Verhältnisse, die nichts Neues bieten und daher nicht weiter ausgeführt zu werden brauchen.

Wenn wir jetzt zum Schluss die Morphologie der Septen des Cerianthus und der Actinien vergleichend betrachten, so begegnen wir überall wesentlichen und durchgreifenden Differenzpunkten. Während bei den Actinien die Septen paarweise um das Schlundrohr angeordnet sind und nach ihrer verschiedenen Grösse in Haupt- und Nebensepten und letztere wieder nach ihrer verschiedenen Grösse und ihrem Alter in Septen zweiter, dritter Ordnung etc. zerfallen, sind beim Cerianthus die zahlreichen Septen mehr oder minder gleichartig, nicht paarig, inseriren alle am Magenrohr, lassen sich nicht in verschiedene Ordnungen eintheilen; während dort 2 Paare von Richtungssepten, kenntlich an den abgewandten Muskelfahnen, sich an die 2 Schlundrinnen ansetzen, kömmt hier nur 1 Paar vor, das an einer unpaaren Schlundrinne befestigt ist

und durch seine grössere Länge auffällt, aber nicht die eigenthümliche Anordnung der Muskulatur aufweist. Während bei den Actinien die Septen sehr muskulöse Organe sind mit einer in transversale und longitudinale Züge differenzirten Muskulatur, sind sie hier in auffälliger Weise muskelarm und nur mit transversalen Fasern bedeckt. Es erklärt sich dies aus einer interessanten Correlation zu der Entwicklung der ektodermalen Muskulatur des Mauerblattes. Den Actinien, welchen letztere überhaupt ganz fehlt, dienen zum Ersatz die stark entwickelten longitudinalen Fasern der Septen, welche die Verkürzung des Körpers allein bewirken. Bei den Cerianthiden wiederum wird im Gegentheil die geringe Entwicklung der entodermalen Septenmuskulatur, welche nur zur Erweiterung des Schlundrohres dienen kann, durch eine mächtige ektodermale Längsmuskulatur compensirt, welche durch ihre Contraction den Körper auf $^1/_4$ seiner Länge zu verkürzen vermag.

Geschlechtsorgane sind bei einem erwachsenen Cerianthus in sehr grosser Anzahl vorhanden, da ein jedes der vielen Septen von der Stelle an, wo es vom Schlundrohr nicht mehr bedeckt wird, mit einem solchen versehen ist. Zur Zeit der Geschlechtsreife liegen sie dichtgepresst bei einander und stellen, wie bei den Actinien, longitudinale mit zahlreichen Querfalten bedeckte Bänder (Taf. VIII, Fig. 12 h) dar, die an der Leibeswand durch das Septum wie durch ein Mesenterium festgeheftet sind (Fig. 1).

Wie von Jules Haime zuerst entdeckt worden ist, sind die Cerianthiden Zwitter, indem sich in einem jeden Geschlechtsband männliche und weibliche Sexualproducte neben einander vorfinden. Man bemerkt dies sofort, mag man eine Lamelle ausgebreitet von der Fläche betrachten oder auf feinen Querschnitten untersuchen. Vom Hermaphroditismus abgesehen sind die Geschlechtsorgane beim Cerianthus wie bei den Actinien gebaut (Taf. VIII, Fig. 1 und Fig. 13). Die reifen Eier und Spermatozoen sind in die Stützlamelle des Septum eingeschlossen und werden auf beiden Seiten von einem hohen Epithel bedeckt, in welchem Zellgrenzen kaum zu unterscheiden sind. Es rührt dies daher, dass alle Entodermzellen von kleinen und grossen glänzenden Körnern, die wahrscheinlich ein Gemisch von Eiweiss und Fett sind, ganz dicht erfüllt werden (Taf. VIII, Fig. 13). Die Körner sind theils kuglig, theils unregelmässig geformt und sind wohl hier abgelagert, um später wieder aufgelöst und als Nährmaterial für die Eier verwandt zu werden. Zwischen den mit Körnchen beladenen Ento-

dermzellen kommen noch überall verbreitet becherförmige Drüsenzellen (d) vor.

Je ein seiner Reife entgegengehendes Ei nimmt die ganze Dicke der Geschlechtslamelle ein und wölbt nach beiden Seiten den Epithelüberzug etwas hügelartig hervor; es ist in eine dünnwandige Kapsel von Bindesubstanz eingeschlossen und wird durch dieselbe von angrenzenden Eiern (o) oder Spermatozoenhaufen (h) und vom Entoderm getrennt (Taf. VIII, Fig. 1 u. Fig. 13). Das Keimbläschen ist nahe an die Oberfläche emporgerückt; ein Fadenapparat wie bei den Actinien wurde nicht wahrgenommen.

Die Spermatozoen, welche in grosser Anzahl zu einer Art Hodenfollikel (h) vereint sind, werden wie die Eier von einer dünnen Bindegewebskapsel umschlossen; solche Follikel kommen überall zwischen den Eizellen vereinzelt vor, ausserdem aber auch noch in grösserer Menge und zu einem besonderen Hodenstreifen verbunden an dem Rande der Geschlechtslamelle, welcher der Körperwand zugekehrt ist. Die Mitte des Hodenfollikels (Taf. VIII, Fig. 13) nehmen die reifen Spermatozoen (i) ein, dann folgen nach aussen die noch in Umwandlung begriffenen Spermatoblasten, auf diese endlich grössere Spermatozoenmutterzellen (k), die an der Innenfläche der Kapseln einen epithelartigen Beleg herstellen.

In dem bindegewebigen Gerüste, in welchem die Eier und Hodenfollikel eingeschlossen sind, werden hie und da auch einzelne sternförmige Bindegewebszellen wahrgenommen (Taf. VIII, Fig. 13).

Bei der Frage nach der Abstammung der Geschlechtsorgane wird man beim Cerianthus schon von vornherein auf das Entoderm als auf die eigentliche Keimstätte der Eier und der Spermatozoenmutterzellen hingewiesen, wenn man erwägt, dass das Mesoderm des Cerianthus im Grossen und Ganzen zellenarm ist und dass in den dünnwandigen Septen Nichts für eine Einwanderung ektodermaler Elemente spricht. Dementsprechend wurde denn auch bei der Untersuchung sehr junger Exemplare von Cerianthus solitarius die Genese der Geschlechtsproducte festgestellt. Wie Querschnitte lehren, ist die Stützlamelle der Septen noch eine sehr dünne zellenlose Membran (Taf. VIII, Fig. 2 u. 9). Die Entodermzellen auf ihren beiden Seiten sind durchscheinend und noch nicht mit Nahrungskörnern wie später beladen, sie besitzen derbe Wandungen und einen theils flüssigen Inhalt, so dass sie mehr den Entodermzellen der Hydroidpolypen und Medusen, als den ganz protoplasmatischen langen Cylinder-

zellen der Actinien gleichen. Das Protoplasma mit dem Kern ist an dem peripheren flimmertragenden Ende angesammelt. Die jungen Eizellen sind zum Theil schon aus dem Epithel ausgeschieden, indem sie von einer dünnen Kapsel umhüllt werden, theils gehören sie noch dem Entoderm (Taf. VIII, Fig. 2 o) an, indem sie mit einer flachen Seite der dünnen Stützlamelle des Septum aufliegen und nach der anderen Seite buckelförmig zwischen die Epithelzellen hineinragen.

Aus der Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane wurde ein entsprechendes Stadium auch beim Cerianthus von uns nicht aufgefunden, die jüngsten Hodenfollikel, bestehend aus einem Haufen gleichgrosser Spermatozoenmutterzellen (Taf. VIII, Fig. 9 h), waren immer schon durch eine dünnhäutige Kapsel vom Epithel getrennt; doch zweifeln wir beim Mangel besonderer Bindegewebszellen in den jungen Septen auch in diesen Fällen nicht, dass die Urzellen der Hodenfollikel direct aus dem Entoderm abstammen.

Den freien Rand der Septen nehmen wieder die Mesenterialfilamente ein, die von Rapp (37 p. 656) als Oviducte gedeutet worden sind. Haime (20 p. 374) beschreibt sie unter dem Namen der cordons pélotonnés, er stellt ihre Verbindung mit den Ovarien in Abrede, hält sie aber auch noch irriger Weise wie Rapp für hohle Schläuche und glaubt, dass sie ein drüsiges Secret abscheiden, welches sich durch besondere Oeffnungen, die von ihm nicht aufgefunden werden konnten, in das Schlundrohr ergiesst. Die Mesenterialfilamente des Cerianthus entsprechen im Ganzen den gleichen Gebilden der Actinien; in geringerer Entfernung vom unteren Rand des Schlundrohres bilden sie in zahlreiche Schlingen gelegt einen dicken Knäuel (Taf. VIII, Fig. 12 v) und verlaufen von da immer noch leicht geschlängelt dem ganzen Geschlechtsband entlang, an welchem sie durch eine sehr schmale dünne Lamelle befestigt sind (Taf. VIII, Fig. 1 v), bis zum unteren Ende des Septum.

Auf einem Querschnitt durch den oberen Theil eines Mesenterialfilamentes (Taf. VIII, Fig. 3) können auch beim Cerianthus ein unpaarer mittlerer Drüsenstreifen (d) und beiderseits von ihm zwei besondere Flimmerstreifen (f) nachgewiesen werden. Es spaltet sich nämlich die Stützlamelle des Septum von der Stelle an, wo das Mesenterialfilament beginnt, in drei Blätter, in ein mittleres stärkeres und zwei seitliche kleinere. Das mittlere Blatt, in dessen Grundsubstanz stets einige wenige sternförmige Bindegewebszellen

eingelagert sind, verbreitert sich alsbald nach links und rechts; es wird von einem hohen Epithel bedeckt, das aus Nesselzellen (c) und namentlich aus sehr zahlreichen körnigen Drüsenzellen (d) besteht. Eine dünne Nervenschicht (n) und longitudinal verlaufende Muskelfasern (m) schieben sich noch zwischen Epithel und Stützlamelle ein. Die beiden seitlichen Blätter dienen den zwei Flimmerstreifen (f) zur Grundlage. Kleine fadenförmige Zellen sind mit langen Flimmern versehen und setzen sich dadurch, dass ihre Kerne sich immer stark imbibiren, auf Durchschnitten von dem angrenzenden Epithel des Drüsenstreifens und von dem gewöhnlichen Septenentoderm scharf ab.

Eine eigenthümliche Veränderung erleiden die Mesenterialfilamente noch bei besonders grossen Thieren unmittelbar an ihrem Anfang am Schlundrohr. Als wir ein grosses Exemplar des Cerianthus unter Wasser aufschnitten, sahen wir zahlreiche feine Fäden im Wasser flottiren. Sie entspringen vom freien Rand der Septen und zwar meist nur von der kleinen Strecke zwischen dem Knäuel der Mesenterialfilamente und dem unteren Rand des Schlundrohrs (Taf. VIII, Fig. 12 v¹). Theils sind sie einfach, theils gabeln sie sich bald nach ihrem Ursprung wiederholt und bilden so kleine Bäumchen. Nach dem Schlundrohr zu werden die Fäden immer kleiner und stellen schliesslich nur noch kleine Zacken des Septenrandes vor. Bei stärkerer Vergrösserung betrachtet, erweisen sich die Fäden als umgewandelte Mesenterialfilamente; ihre Entstehung erklärt sich in der Weise, dass letztere an einem beschränkten Punkt stark über die Oberfläche des Septum hervorgewuchert und zu einer langgestreckten schmalen Schleife ausgewachsen sind. Jeder Faden besteht daher aus einem aufsteigenden und absteigenden Theil eines Filaments, welche einander bis zur Verschmelzung genähert sind und am freien Ende in einander umbiegen. Auf einem Durchschnitt, der eine ovale Form zeigt, erhält man das Bild eines Doppelfilaments (Taf. VIII, Fig. 10). Man erblickt an jedem Ende des Ovals einen schmalen Drüsenstreifen (d), an welchen sich links und rechts, durch eine Einschnürung von ihm getrennt, ein Flimmerstreifen (f) anschliesst. Die beiden Flimmerstreifen der linken und rechten Seite des Ovals werden nur durch eine kleine Einbuchtung von einander getrennt, welcher die Stelle anzeigt, an welchem der auf- und absteigende Theil des gewucherten Mesenterialfilaments zusammenhängen.

Jules Haime (20. p. 387) hat diese Gebilde, die wir Mesenterialfäden heissen wollen, beim Cerianthus nicht beobachtet,

dagegen bemerkt er gestützt auf Untersuchungen von Milne Edwards, dass an den Septen von Saccanthus „leur bord libre est partout muni de cordons pélotonnés, très déchiquetés et ramifiés, qui flottent en partie dans la chambre viscérale". In der Monographie des Coralliaires von Milne Edwards ist hiervon auch eine Abbildung (Pl. A. 3, Fig. 1 c) gegeben, welche unserer Figur 12 auf Tafel VIII entspricht. Da die von uns untersuchten Exemplare wegen des Besitzes der zum Analporus verlaufenden Septen unzweifelhaft zur Gattung Cerianthus gehören, so kann das Vorkommen von verzweigten Mesenterialfäden nicht mehr als eine Besonderheit der Gattung Saccanthus betrachtet werden. Eine erneute Untersuchung der letzteren wäre erwünscht, da wir über sie nur die kurzen Angaben von Jules Haime (20. p. 387) und Milne Edwards (32) besitzen.

Nachtrag. Nachdem das Manuscript schon zum Druck eingeliefert war, erhielten wir durch die Freundlichkeit des Verfassers noch eine Arbeit von A. v. Heider (46) über den Cerianthus membranaceus, in welcher die Anatomie dieses Fleischpolypen mit gleicher Ausführlichkeit behandelt wird, wie die Anatomie der Sagartia troglodytes in einer früheren Schrift. Indem wir uns darauf beschränken, die Uebereinstimmung, die zwischen den beiderseitigen Befunden in vielen wichtigen Fragen besteht, im Allgemeinen hervorzuheben, besprechen wir im Einzelnen nur die Punkte, in welchen wir, sei es in der Deutung, sei es in der Beobachtung, von Heider abweichen.

Bei der Schilderung der Septen hat v. Heider darauf aufmerksam gemacht, dass in dem Raum zwischen den langen bis zum Porus herabreichenden Scheidewänden noch zwei kürzere, am unteren Rand des Schlundrohres endigende Septen liegen, die wegen ihrer Unscheinbarkeit bisher übersehen worden sind; diese letzteren und nicht die langen entsprechen in ihrer Stellung den Schlundrinnen und würden somit nach unserer Terminologie als Richtungssepten bezeichnet werden müssen. Diese Darstellung haben wir auf's Neue geprüft und können ihre Richtigkeit bestätigen.

Ebenso hat v. Heider Recht, wenn er angiebt, dass zwischen den mit Geschlechtsorganen versehenen Septen noch sterile Septen vorkommen, die mit jenen alterniren, wesentlich kleiner sind, im Uebrigen aber sich ebenfalls an das Schlundrohr befestigen; er unterscheidet sie als Filamentsepten von den übrigen als den Genitalsepten, Namen, die in so fern unzweckmässig gewählt sind, als in der Beschaffenheit der Mesenterialfilamente zwischen beiden

kein Unterschied vorhanden ist. Auch ist es nicht ausgemacht, ob nicht die Filamentsepten bestimmt sind, sich später durch Ausbildung von Geschlechtsproducten zu Genitalsepten zu entwickeln.

Die Geschlechtsproducte leitet v. Heider aus dem Mesoderm ab; die jüngsten Eier sollen in der Stützlamelle aus den hier befindlichen amoeboiden Zellen entstehen und erst später ins Entodermepithel gerathen; sie sollen somit eine Verlagerung geradezu im entgegengesetzten Sinne durchmachen, als wir behauptet haben. Dem gegenüber müssen wir auf das Bestimmteste an unseren Angaben festhalten, dass die Eier zuerst im Entoderm liegen und erst später in die Stützsubstanz eingeschlossen werden, wo sie bis zu ihrer Reife verbleiben.

Desgleichen hat eine erneute Prüfung uns davon überzeugt, dass die Muskelfasern der Septen auf beiden Seiten der Stützlamelle transversal verlaufen und nicht, wie Heider will, longitudinal. Sie entspringen am Mauerblatt und treten zum Schlundrohr; man sieht dies am schönsten, wenn man ein Septum sammt dem angrenzenden Theil des Schlundrohrs herauspräparirt und glatt ausbreitet.

Auch der Auffassung, welche v. Heider hinsichtlich der Abstammung der Mesenterialfilamente geäussert hat, können wir nicht beitreten. Dieselben sollen als Abkömmlinge des Ektoderms vom Schlundrohr aus, dem Rand der Septen entlang, in das Bereich des Entoderms hineingewuchert sein; diese Entwicklungsweise wird daraus erschlossen, dass die Epithelzellen der Filamente denselben Charakter wie die Epithelzellen des Schlundrohrs besitzen und sich unmittelbar an sie ohne Abgrenzung anschliessen. Ein derartiger Rückschluss aus der histologischen Beschaffenheit auf die Entwicklungsweise lässt sich nicht rechtfertigen, bei den Actinien am wenigsten, da die detaillirte Analyse, welche wir vom Ektoderm und Entoderm dieser Thiere gegeben haben, mit Sicherheit erkennen lässt, dass beide Körperschichten sich hinsichtlich ihres histologischen Charakters fast gar nicht von einander unterscheiden.

Die ganze Auffassungsweise lässt sich übrigens auch an der Hand der Beobachtung widerlegen. Bei Sagartia parasitica finden sich Mesenterialfilamente von gleichem Bau wie an den vollständigen Septen, so auch an den unvollständigen, welche das Magenrohr nicht erreichen. Sie beginnen in einiger Entfernung von der Mundscheibe mitten im Entoderm, ohne irgend wie mit dem Ektoderm in Berührung zu kommen, so dass an eine Genese aus dem letzteren gar nicht gedacht werden kann. Was aber von den un-

vollständigen Septen gilt, gilt auch von den vollständigen, und was bei Sagartia, muss auch bei Cerianthus zutreffen.

Wir kommen jetzt auf eine Anzahl Differenzpunkte, auf deren Klarstellung wir besonderes Gewicht legen, weil sie sich auf die Auffassung des Nerven- und Muskelsystems beziehen. v. Heider hält nach wie vor daran fest, dass die „Interbasalsubstanz", über deren Verbreitung er übrigens eine mit der unserigen gleichlautende Darstellung giebt, nicht zum Nervensystem gehöre; sie soll vielmehr ein äusserst feines Reticulum sein, in welchem Nervenfäserchen eingebettet sind. Die Nervenfäserchen sollen mit den Epithelzellen zusammenhängen, welche die Interbasalsubstanz durchsetzen und schliesslich mit ihren feinsten Ausläufern in die Stützlamelle übertreten.

Alle diese Resultate sind allein auf Querschnitten durch ein in Osmiumsäure sehr stark erhärtetes Material gewonnen worden und sind aus der Einwirkungsweise dieses Reagens zu erklären. Das Reticulum ist entstanden, indem die Nervenfäserchen in Folge der Gerinnung und Schwärzung des Gewebssaftes unter einander verklebt sind. Auch der Uebergang der fadenartigen Epithelzellen, unter welchen nur die nicht nervösen Stützzellen verstanden sein können, in das unterliegende Mesoderm ist eine in ähnlicher Weise zu erklärende Täuschung. Isolationen geben hier grössere Sicherheit, und diese lehren, dass die Interbasalsubstanz ein Gewirr feinster Nerven ist, in welches die Ausläufer der Sinneszellen übergehen. Nur die Stützzellen durchsetzen die Fibrillenlage, enden aber gleichfalls auf der Bindegewebslamelle; im Mesoderm von Cerianthus kommen an keiner Stelle des Körpers Nervenfasern vor.

2. Die Edwardsien.

Eine kleine in mancher Hinsicht eigenartig organisirte Gruppe der Anthozoen sind die Edwardsien, welche bisher von den Systematikern stets mit den übrigen Actinien vereinigt worden sind. Im System von Milne Edwards (32) bilden sie das einundzwanzigste Genus seiner Actinidae und folgen unmittelbar auf das Genus Adamsia. Gosse (18) hat die Edwardsien mit Cerianthus und einigen selteneren Arten, über deren Bau unsere Kenntnisse noch sehr lückenhafte sind, mit Peachia, Ilyanthus, Halcampa und Arachnactis, zur Familie der Ilyanthiden vereint und lässt dieselbe sich an die Familien der Antheadae, Actiniadae und Bunodidae anschliessen.

Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen der Edwardsien besitzen wir eine ältere, umfangreiche Schrift von Quatrefages (35), aus deren Lectüre man indessen nur einen sehr unvollständigen Einblick zumal in die feineren anatomischen Verhältnisse gewinnt. Die Angaben von Quatrefages über den Bau der Körperwand und der Muskulatur lauten ähnlich wie gleichzeitige Beschreibungen von Actinien; Anordnung und Structur der Septen, gerade der Punkt, dessen Feststellung der Hauptzweck der folgenden Untersuchung ist, wird gar nicht näher von ihm berücksichtigt.

Die Edwardsien leben wie die Cerianthiden im Sande vergraben und können sich, da ihnen eine besondere Fussscheibe fehlt, nicht an andere Gegenstände festheften; ihr hinterer Leibesabschnitt verschmächtigt sich und endet abgerundet; sonst aber bieten sie in ihrem Bau mehr Anknüpfungspunkte an die Actiniden als an die Cerianthiden dar. Denn die Stützlamellen sind mit Bindegewebskörperchen versehen, an der Körperwand wird eine ektodermale Längsmuskulatur und mit ihr eine auf Querschnitten nachweisbare Nervenschicht vermisst; Tentakel, Mundscheibe, Schlundrohr sind histologisch, soweit sich dies an Querschnitten beurtheilen lässt, wie bei den Actinien gebaut. Wir übergehen daher diese Verhältnisse, denen wir auch keine weitere Aufmerksamkeit geschenkt haben, und wenden uns gleich zu dem Cardinalpunkt unserer Untersuchung, zu der Morphologie der Septen.

Wie seit der Abhandlung von Quatrefages bekannt ist, sind die Edwardsien (Taf. I, Fig. 2) mit nur acht Septen versehen, welche bis zum hinteren Leibesende hinabverlaufen und schon am lebenden Thiere bei Betrachtung von Aussen zu erkennen sind. Alle Septen inseriren sich mit ihrem inneren Rande an das Schlundrohr. Dieses reicht, nach den schönen Abbildungen von Quatrefages zu urtheilen, bis über die Mitte des langgestreckten cylindrischen Körpers hinab; es zeigt auf dem Querschnitt ein spaltförmiges Lumen (Taf. I, Fig. 2) und lässt zwei Furchen, die wir auch hier als Schlundrinnen (x) bezeichnen wollen, erkennen. Die Septen sind ausnehmend stark muskulöse Organe, indem ein jedes an einer seiner Seiten mit einem breiten und dicken, in der Mitte zwischen Körperwand und Schlundrohr gelegenen Muskelpolster versehen ist. Dabei sind sie vollkommen symmetrisch zu einer durch die zwei Schlundrinnen gelegten Ebene angeordnet. Je zwei Septen, welche sich an die Schlundrinne ansetzen und daher wie bei den Actinien Richtungssepten

heissen mögen, tragen die Muskelpolster auf den abgewandten Seiten; die übrigen vier, von denen sich zwei mit der linken und zwei mit der rechten Fläche des Schlundrohrs verbinden, besitzen die Muskulatur auf gleichgerichteten Seiten; ihre Polster sind daher dem einen Paar der Richtungssepten zu- und dem anderen Paar abgewandt.

Während bei allen bisher betrachteten Fleischpolypen die Anzahl der Septen und der Tentakeln übereinstimmte, machen die Edwardsien von dieser Regel eine Ausnahme. Die Anzahl der Tentakeln ist grösser wie acht und variirt dabei nach den einzelnen Arten: bei Edwardsia beautempsis beträgt sie 14—16, bei Edwardsia timida und Edwardsia Harassii 20—24 und bei Edwardsia vestita sogar 32; auf je ein Fach kommen daher 2, 3 oder auch 4 Tentakeln.

Soweit unsere anatomischen Untersuchungen über die Edwardsien. Wir fügen denselben noch einige entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen bei, die an verwandten Formen theils von uns selbst, theils von Alexander Agassiz gewonnen wurden.

Im Hafen von Messina und Neapel trafen wir öfters und in grösseren Mengen im pelagischen Auftrieb kleine ovale Larven an, die äusserlich jungen Ctenophoren ähnlich waren, bei genauerer Untersuchung aber sich als Jugendstadien von Anthozoen erwiesen. Wir finden die Larven zum ersten Male kurz beschrieben von Claus (9), welcher in seinen Bemerkungen über Ctenophoren und Medusen ihre Aehnlichkeit mit Rippenquallen, für welche er sie Anfangs hielt, hervorhebt, sie aber wegen der Natur der Gewebe und wegen des Besitzes eines vorstülpbaren Magenrohrs in die Actiniengruppe einreiht. Durch grosse Exemplare legten wir Querschnitte hindurch. Hierbei zeigten sich die Gewebe wie bei den Actinien beschaffen. In anatomischer Hinsicht ist von Wichtigkeit, dass die Körperhöhle, in welche das Schlundrohr weit hinabreicht, durch 8 Septen in 8 Zwischenfächer getheilt ist. Die Septen sind bereits mit einer starken Muskulatur versehen, die polsterartig vorspringt und ein ähnliches Durchschnittsbild wie bei Edwardsia ergiebt. Auch ihre Anordnung um das Schlundrohr gleicht derjenigen von Edwardsia so vollständig, dass wir einfach auf die Abbildung Taf. I, Fig. 2 und auf die oben gegebene Beschreibung verweisen können. Dass später noch eine grössere Anzahl von Septen gebildet werden könnte, ist uns nicht wahrscheinlich, da bei dem hohen Ausbildungszustand der 8 vorhandenen Septen weitere Anlagen dann wohl schon hätten vorhanden sein müssen.

Was mit den Larven wird, ist uns wie früheren Forschern unbekannt geblieben; doch geht soviel aus den von uns aufgefundenen anatomischen Verhältnissen mit Sicherheit hervor, dass wir es nicht mit Larven von Actiniden oder Octactinien zu thun haben, da bei beiden die Septenanordnung eine ganz andere ist. Etwas Aehnliches kennen wir bis jetzt allein von den Edwardsien. Es ist daher zur Zeit das Wahrscheinlichste, dass unsere Larven entweder diesem Genus selbst oder nächst verwandten Genera, deren anatomischer Bau noch unbekannt ist, angehören werden.

Die Beobachtungen von Alex. Agassiz (1 und 2) beziehen sich auf eine freischwimmende Larve, welche ihr Entdecker ursprünglich (1) als eine Arachnactis brachiolata, neuerdings aber als eine junge Edwardsia beschrieben hat. Die durchsichtige Larve lässt 8 Scheidewände erkennen, besitzt ein spaltförmiges Mundrohr, entwickelt zuerst 4 Tentakeln, deren Zahl auf 18 bis 23 und selbst auf 30 allmählich anwächst. Die Art und Weise wie dies geschieht, ist von besonderem Interesse. Es sprossen nämlich die jungen Tentakeln nicht zwischen den älteren hervor, sondern sie entstehen ohne Ausnahme allein an der Seite des Scheibenrandes, welche einem der 2 Mundwinkel entspricht. Vis à vis von dieser Knospungszone erhebt sich an dem anderen Mundwinkel ein langer unpaarer Tentakel, welcher zu den am ersten gebildeten gehört. Die an ihn angrenzenden Tentakel sind die grössten und werden von hier nach der gegenüber liegenden Seite zu successive kleiner. In einem Brief aus dem Jahre 1873 an Lacaze Duthiers betont Alex. Agassiz (2) noch einmal die Richtigkeit seiner älteren Angaben, die er für die systematische Stellung der Edwardsien für sehr wichtig hält. „Les jeunes tentacules se forment toujours vers une des extrémités, à l'extrémité opposée de la bouche où se trouve le long tentacule impair.“ Aehnliche Angaben macht übrigens auch schon Gosse (18) in seiner Monographie in Bezug auf Arachnactis albida: „The smaller and apparently sprouting tentacles always occur at that part of the circle which corresponds to one angle of the mouth.“

3. Die Zoanthinen.

Mit den Actiniden, den Cerianthiden und Edwardsien ist die Verschiedenartigkeit des Baues in der Abtheilung der skeletlosen Zoantharien noch nicht erschöpft. So ist zum Beispiel auch die

kleine Gruppe der Zoanthinen, die gewöhnlich mit den Actinidae vereint wird, durch eine ihr eigenthümliche Structur und Anordnung der Septen ausgezeichnet. Dieselben sind in sehr grosser Anzahl vorhanden, gleichmässig um das Schlundrohr vertheilt, mit dem sie in Verbindung treten, und nirgends zu Paaren vereinigt. Neue Septen entstehen überall in den Zwischenräumen der bereits vorhandenen. Die Muskeln sind an den Septen schwach entwickelt und verlaufen auf beiden Seiten in longitudinaler Richtung. Mit diesen wenigen Angaben müssen wir uns begnügen, da die Exemplare des Zoanthus, die uns zur Untersuchung dienten, ungenügend conservirt waren. Auch die in der Neuzeit erschienene Arbeit von A. Andres (50) gibt keine weiteren Aufschlüsse.

Allgemeiner Theil.

Die im speciellen Theil niedergelegten Beobachtungen haben uns zu Ergebnissen geführt, die sich nach zwei Richtungen weiter verwerthen lassen. Erstens haben sie uns für den weiteren Ausbau des Systems der Coelenteraten neue Gesichtspunkte geliefert, zweitens sind wir durch sie in den Stand gesetzt worden, allgemeinere morphologische Ansichten, die wir in zwei früheren Arbeiten über die Medusen (67. 68a) entwickelt haben, jetzt weiter zu begründen und im Einzelnen besser auszubauen. Der allgemeine Theil wird sich dementsprechend in einen systematischen und in einen morphologischen Abschnitt gliedern. In dem ersten Abschnitt werden wir bei den systematischen Betrachtungen vom Specielleren zum Allgemeineren fortschreiten; wir werden daher mit den verwandtschaftlichen Beziehungen der von uns untersuchten Arten beginnen, dann die Stellung der Fleischpolypen zu den übrigen Anthozoen und endlich die Verwandtschaft der Anthozoen mit den übrigen Coelenteraten erörtern. Im zweiten Abschnitt wollen wir eine Zusammenfassung der wichtigsten Resultate unserer Untersuchung geben und werden dabei, anknüpfend an unsere Arbeit über den Organismus der Medusen, auf die Stellung der Actinien zur Blättertheorie eingehen.

Erstes Kapitel.

Zur Systematik der Coelenteraten.

Wie sehr es zur Zeit noch an einer natürlichen Eintheilung der Zoantharien fehlt, das, glauben wir, wird aus unserer anatomischen Darstellung genugsam zu ersehen sein. Denn die Cerianthiden, die Zoanthinen und Edwardsien weichen von einander und von den Actinidae in so wichtigen anatomischen Characteren

ab, dass die nahe verwandtschaftliche Beziehung, in welche man die genannten Polypen zu bringen pflegt, sich in keiner Weise rechtfertigen lässt. Zweitens aber wird man aus unserer Darstellung wohl auch die Ueberzeugung gewonnen haben, dass uns noch die nöthigen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen zur Durchführung einer durchgreifenden Umgestaltung des Systems fehlen. Wir werden daher im Folgenden eine solche auch nicht vorzunehmen versuchen, ziehen es vielmehr vor Gesichtspunkte hervorzuheben, die uns von besonderem systematischen Werth zu sein scheinen.

I. Die systematischen Beziehungen der Actiniden, Cerianthiden, Zoanthinen, Edwardsien.

Die von uns untersuchten Arten sind nach einem vierfach verschiedenen Plane gebaut. Eine natürliche und umfangreiche Gruppe bilden 1. die von uns im ersten Kapitel besprochenen Arten, welchen wir allein den Namen der Actinidae belassen wollen. Drei weitere durch nicht geringfügige anatomische Unterschiede gekennzeichnete an Arten arme Gruppen sind 2. die Cerianthiden, 3. die Zoanthinen und 4. die Edwardsien. Die unterscheidenden Merkmale einer jeden Gruppe und den verschiedenen Werth derselben wollen wir zunächst kurz hervorheben und beginnen wir mit den Zoanthinen.

1. Die Zoanthinen sind mit sehr zahlreichen Septen versehen, die in gleichmässiger Weise einzeln für sich um das Schlundrohr angeordnet sind. Neue Septen entstehen überall zwischen den alten, indem sie die Zwischenfächer halbiren. Anordnung und Entstehung der Septen ist daher eine streng radiäre; die längsverlaufenden Septenmuskeln sind schwach entwickelt. In allen diesen Beziehungen erweisen sich die Zoanthinen als sehr ursprüngliche Formen und unterscheiden sich hierin von den Actinidae, als deren dreiunddreissigstes Genus sie von Milne Edwards (32) aufgeführt werden. Gosse (18) rechnet die Zoanthinen zu den Caryophylliaceen; doch entbehrt diese Eintheilung so lange jeder Begründung, als wir von dem Bau des Weichkörpers von Caryophyllia keine nähere Kenntniss haben.

2. Die Cerianthiden unterscheiden sich von den Zoanthinen und den zwei übrigen Gruppen durch die Anwesenheit einer ektodermalen Längsmuskulatur an ihrem Mauerblatt. Durch Zahl und Anordnung der Septen und durch die schwache Entwicklung der Septenmuskulatur werden sie von den Actinidae und

den Edwardsien getrennt, während sie hierin den Zoanthinen nahe zu stehen scheinen. Wie bei diesen sind zahlreiche Septen einzeln und ziemlich gleichmässig im Umkreis des Schlundrohrs vertheilt. Auf diese Septenanordnung hin würden wir trotz der verschiedenen Beschaffenheit der Muskulatur die Cerianthiden näher zu den Zoanthinen stellen, wenn wir über die Art der Neubildung der Septen aufgeklärt wären. Zwei Fälle scheinen uns bei Cerianthus möglich zu sein. Entweder können sich neue Septen wie bei Zoanthus in den Zwischenfächern der vorhandenen Septen anlegen oder die Anlage ist nur auf eine bestimmte Partie der Körperoberfläche und dann zwar auf den dorsalen dem Richtungsfach (x) gegenüber liegenden Streifen (Taf. I, Fig. 8) beschränkt. Uns ist es aufgefallen, dass, als wir Querschnitte durch junge Cerianthiden hindurchlegten, wir zwischen den mit dem Schlundrohr verbundenen Septen, trotzdem ihre Anzahl noch eine unvollständige war, keine unentwickelten Septen auffanden, während man doch bei den Actinien ausnahmslos auf solche stösst. Sollte sich dies zu Gunsten der zweiten Entstehungsweise verwerthen lassen? Auch anatomische Verhältnisse weisen auf die zweite Möglichkeit hin. Von den langen Scheidewänden an, die ventral an der Schlundrinne gelegen bis zum Abdominalporus hinabreichen, nehmen die Septen nach der Rückenfläche zu an Grösse continuirlich ab; es könnte dies Verhältniss in der Weise zu erklären sein, dass dorsal immer neue Septenpaare von einem einzigen Fache aus entstehen und sich an die grösseren weiter entwickelten anschliessen. Der Entscheid der angeregten Frage ist für die morphologische Beurtheilung der Cerianthiden von der grössten Tragweite. Denn wenn der erste Fall sich als zutreffend erweisen sollte, dann würde das Körperwachsthum gleichmässig in der ganzen Peripherie erfolgen, es würde ein radiäres sein. Im zweiten Falle würde das Körperwachsthum nur von einem Bezirke der Peripherie ausgehen und könnte als ein bilateral symmetrisches bezeichnet werden. Es würde dann die bilaterale Symmetrie des Körpers, welche sich in dem Besitz der Schlundrinne, der Richtungssepten etc. schon ausspricht, eine viel tiefere Bedeutung gewinnen. Im ersten Falle müssten wir die Cerianthiden als ursprüngliche Formen bezeichnen und in die Nähe der Zoanthinen stellen, im zweiten Falle wäre dies nicht mehr statthaft, weil sich alsdann die Cerianthiden von der ursprünglich radiären Grundform der Anthozoen weit entfernen würden. Von einem genauen Studium der Entwicklungsgeschichte

allein werden wir über diesen wichtigen Punkt Aufklärung zu erwarten haben.

Dass die Cerianthiden in vieler Hinsicht eine besondere Stellung einnehmen, ist seit dem Erscheinen der Untersuchungen von Jules Haime mehrfach herausgefühlt worden. Mit Recht haben schon Jules Haime und Milne Edwards die Cerianthiden als eine besondere Familie den Actinidae gegenübergestellt. Ferner glaubte Jules Haime (20. p. 385), dass eine gewisse Uebereinstimmung mit den fossilen Cyathophylliden nicht zu verkennen sei. Noch mehr hat Haeckel (62a. p. LIV) in seiner generellen Morphologie diesen Punkt hervorgehoben. Er erblickt in den Cerianthiden die letzten Ausläufer der Stammgruppe der Anthozoen, findet ihre nächsten Verwandten in den Rugosen, die nur in fossilen Resten bekannt sind, und vereinigt sie mit diesen zu den Tetracorallien, aus welchen er die Octocorallien und Hexacorallien entstanden sein lässt.

Demgegenüber ist aber hervorzuheben, dass beim ausgebildeten Thiere in der Anordnung der Septen ein vierstrahliger Bau nicht hervortritt und dass die vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Angaben, durch welche sich J. Haime (20. p. 381) und Haeckel haben bestimmen lassen, zu dürftig sind, als dass sie bei der systematischen Eintheilung den Ausschlag geben dürften. Neuerdings hat auch Haeckel (62b. p. 48) diese Eintheilung wieder fallen lassen und die Cerianthiden mit den Actinidae zu den Halirhoden verbunden. Noch andere Versuche sind gemacht worden, die Cerianthiden mit einzelnen Gruppen der Anthozoen in verwandtschaftlichen Zusammenhang zu bringen. Gosse (18) vereinigt die Cerianthiden mit Edwardsia, Ilyanthus, Arachnactis, Peachia etc. zu der Familie der Ilyanthiden. Auch Alexander Agassiz (1), Haacke (19. p. 294) etc. wollen nähere Beziehungen der Edwardsien zu den Cerianthiden erkennen. Dass auch diese Eintheilungen der näheren Begründung entbehren, werden wir bei der Besprechung der vierten Gruppe sehen.

3. Die von uns im ersten Kapitel besprochenen Actinien zeigen in so vieler Hinsicht einen übereinstimmenden und eigenartigen Bau, dass sie eine wohlumgrenzte und durchaus natürliche Gruppe nahe verwandter Anthozoen bilden. Beim entwickelten Thiere sind in der Anordnung der Septen zwei hervorstechende anatomische Charactere leicht herauszuerkennen. Erstens sind an den zwei einander opponirten Schlundrinnen je zwei schmale Richtungssepten befestigt, deren Muskelfahnen auf zwei abgewandten

Seiten, mithin ausserhalb des Richtungsfaches liegen. Zweitens sind die zahlreichen anderen Septen, die sich nach der Grösse und der Zeit ihres Entstehens in verschiedene Cyclen eintheilen lassen, stets paarweise um das Schlundrohr gruppirt. In Folge dessen kann man Binnen- und Zwischenfächer unterscheiden. Die Muskelfahnen haben sich an den einander zugewandten Seiten zusammengehöriger Septen entwickelt, so dass sie in ein Binnenfach schauen.

Die nahe Verwandtschaft der Actinidae spricht sich ferner in hohem Maasse in der eigenartigen Entwicklung der Septen aus. Dieselbe lässt sich in zwei Perioden theilen, in die Entwicklung der zwölf Hauptsepten und in die Entwicklung der zahlreichen Nebensepten. Die ersteren bilden sich symmetrisch zur Halbirungsebene, welche man durch das Schlundrohr hindurchlegen kann, und zwar entstehen sie nach unserer Ansicht von vier Punkten aus, dorsal, ventral und seitlich. Hierbei ist die dorsale und ventrale Seite bevorzugt, indem auf jeder vier Septen angelegt werden (Taf. I, Fig. 4). Zu den acht zuerst entstandenen Septen gesellen sich vier weitere, von denen zwei auf der linken und zwei auf der rechten Seite hervorsprossen (Taf. I, Fig. 3). Hieran schliesst sich eine zweite Entwicklungsperiode, die damit beginnt, dass die zwölf Hauptsepten sich zu Paaren zusammengruppiren, wodurch sechs Zwischen- und sechs Binnenfächer unterscheidbar werden (Taf. I, Fig. 10). Neue Septen erscheinen von Anfang an paarig und werden nur in den Zwischenfächern angelegt. Die gleichzeitig entstehenden Paare sind immer Multipla von sechs.

Die Actinien in der eben festgesetzten Begrenzung bilden, trotzdem eine Anzahl Arten von ihnen ausgeschlossen ist, immer noch eine sehr formenreiche Gruppe. Es gehört zu ihnen der grösste Theil der vierunddreissig von Milne Edwards unterschiedenen Genera, oder wenn wir der Eintheilung in Familien von Gosse folgen, so gehören zu ihnen die Familien der Metritiadae(?), der Sagartiadae, Antheadae, Actiniadae, Bunodidae, Minyadidae(?). Dagegen sind von ihnen zu trennen wohl alle Arten, die von Gosse in der Familie der Ilyanthidae zusammengefasst sind, und scheinen sich uns dieselben — soweit bei der kümmerlichen Kenntniss ihres Baues überhaupt ein Urtheil möglich ist, — an die folgende Gruppe anzuschliessen.

4. Die Edwardsien sind wieder eine kleine, aber wohl characterisirbare Abtheilung. Sie sind durch acht Septen und durch eine grössere aber variable Anzahl von Tentakeln ausge-

zeichnet (Taf. I, Fig. 2). — Mit den Actinien haben sie den Mangel einer ektodermalen Musculatur, die fadenförmige Beschaffenheit ihrer Zellen und die zwei Paar Richtungssepten gemein, so dass man vielleicht daran denken könnte, sie als persistente Jugendformen der Actinien den Larven mit acht Septen (Taf. I, Fig. 4) zu vergleichen. Einer derartigen Auffassung steht aber der Umstand entgegen, dass die Anordnung der acht Septen bei den Edwardsien und den Actinienlarven eine verschiedene ist. Bei beiden sind zwar die acht vergleichbaren Septen von den beiden Schlundrinnen aus orientirt, jedoch in einer verschiedenen Weise. Bei den Actinidae kommen vier gleichgerichtete Septen auf die eine und vier auf die andere Schlundrinne (Taf. I, Fig. 4), bei den Edwardsien auf die eine zwei, auf die andere sechs (Taf. I, Fig. 2). Bei letzteren können wir hiernach eine dorsale und eine ventrale Seite unterscheiden, was bei ersteren nicht möglich ist. Wenn es ferner erlaubt ist aus der Bildungsweise der Septen bei den Actinien auf diejenige bei den Edwardsien zurückzuschliessen, so würde bei diesen die ventrale Seite im Wachsthum hinter der dorsalen zurückbleiben; auf der ventralen würden zwei, auf der dorsalen sechs Septen angelegt werden. Für einen derartigen Wachsthumsmodus spricht auch die Genese der Tentakeln, welche alle von der dorsalen Schlundrinne aus hervorsprossen und sich successive an den zuerst gebildeten Tentakel des ventralen Richtungsfaches anschliessen.

Wegen der Achtzahl der Septen hat Quatrefages (35. p. 105) die Edwardsien als Uebergangsformen zwischen den Actinien und Alcyonarien aufgefasst; in wie weit mit Recht, soll jetzt sogleich erörtert werden, indem wir die Frage aufwerfen:

II. In welchem Verhältnisse stehen die vier von uns unterschiedenen Gruppen zu den übrigen Anthozoen?

1) Gewöhnlich pflegt man die Zoanthaires malacodermes oder die Fleischpolypen den Zoanthaires sclerodermes oder Korallen (den Madreporiden, Fungiden, Astraeiden etc.) gegenüber zu stellen und aus beiden zusammen die Ordnung der Zoantharia zu bilden. Diese Eintheilung, die von Milne Edwards (32) geschaffen und seitdem ziemlich unverändert beibehalten wurde, ist eine rein künstliche und wird man sie über kurz oder lang ganz fallen lassen müssen. Denn das Fehlen oder das Vorhandensein eines Kalkskelets besitzt bei den Anthozoen anderen

anatomischen Characteren gegenüber einen morphologisch sehr untergeordneten Werth und kann daher nicht zu einem Haupteintheilungsmerkmal gemacht werden, wie dies schon Jules Haime (20. p. 385) geahnt hat. Schon sind durch mehrere Untersuchungen einige grosse Irrthümer aufgedeckt worden, in welche die Systematiker, indem sie das künstliche Eintheilungsprincip befolgten, verfallen sind. So hat zuerst L. Agassiz (5a. p. 292) gezeigt, dass die Milleporiden, die nach Milne Edwards ebenfalls den Zoanthaires sclerodermes angehören, überhaupt keine Anthozoen, sondern verkalkte Stöcke von Hydroidpolypen sind, und Moseley (85) hat neuerdings das Gleiche für die Stylasteriden nachgewiesen. Derselbe hat ferner auch unwiderleglich dargethan, dass eine andere angebliche Hexacorallie, die Heliopora (85. p. 91) ihrem anatomischen Baue nach eine Alcyonarie ist. Das sind Beispiele, die recht schlagend illustriren, wie hinfällig das Eintheilungsprincip nach dem Kalkskelet ist.

Leider ist es zur Zeit noch nicht möglich, da es fast ganz an den erforderlichen Beobachtungen fehlt, das künstliche System durch ein besseres natürliches zu ersetzen. Ein solches wird vor allen Dingen auf die Anatomie der Weichtheile begründet werden müssen; wir werden namentlich zu untersuchen haben, wie bei den Korallen die Fleischsepten (Sarcosepten Haacke (19)) angeordnet sind, wie sie sich entwickeln und wie die Muskulatur an ihnen verläuft, alles Punkte, deren Kenntniss uns noch so gut wie ganz abgeht, weil die Untersuchung auf einige Schwierigkeiten stösst. Hier eröffnet sich ein weites Feld für eine fruchtbare vergleichend anatomische Thätigkeit. Je mehr dasselbe bebaut wird, um so mehr wird man wahrscheinlich dahin geführt werden, die Zoantharia sclerodermata ganz aufzulösen und sie den Familien der Fleischpolypen theils unter- theils neben zu ordnen. Ein grosser Theil der Korallen schliesst sich jedenfalls den Actinidae sehr nahe an, andere werden vielleicht mehr den Zoanthinen oder den Edwardsien gleichen, und wieder andere mögen nach der Zahl und Structur der Septen eigenartig organisirt sein.

2) Wenn wir jetzt unsere systematischen Betrachtungen auf noch weitere Kreise ausdehnen, so werden wir auf die Alcyonarien geführt. Ziemlich allgemein hält man seit längerer Zeit, wenn man von den fossilen Rugosen oder den Tetracorallien absieht, an der Zweitheilung der Anthozoen fest. Den vereinigten Fleischpolypen und Korallen, den Zoantharien von Milne Edwards (Polyactinien, Ehrenberg, Hexacorallien, Haeckel)

stellt man als eine gleichwerthige Ordnung die Alcyonarien Milne Edwards (Octactinien, Ehrenberg, Octocorallien, Haeckel) gegenüber.

Die Ordnung der Alcyonarien, deren Bau wir ganz kurz berühren wollen, ist ohne Zweifel eine ganz naturgemässe. Die Zahl der Septen und Tentakeln beläuft sich bei ihnen auf 8, einige Fälle ausgenommen, in denen die typische Anzahl auf 6, 4 etc. reducirt ist. Die Septen mit ihren Fahnen sind in einer besonderen gesetzmässigen Weise um das Schlundrohr gruppirt (Taf. I, Fig. 7). Letzteres ist nämlich nach Beobachtungen von Lacaze Duthiers, Pouchet und Myèvre[1]) und von Haacke, sowie nach Durchschnitten, die wir selbst durch Alcyonium angefertigt haben, zu urtheilen, spaltförmig d. h. von links nach rechts zusammengedrückt und daher dorsal und ventral mit 2 Rinnen versehen, von denen indessen wie bei Cerianthus nur die ventrale von der Umgebung sich deutlich absetzt und, da sie auch noch mit besonders langen Flimmern versehen ist, allein den Namen einer Schlundrinne verdient.

Wie nun durch zahlreiche Untersuchungen für die verschiedensten Alcyonarien, durch Kölliker (76) für die Pennatuliden, durch Schneider und Rötteken (38) für Veretillum, durch Lindahl[2]) für Umbellula, durch Koch (75) für Tubipora, Isis und Gorgonia, durch Haacke (19) für mehrere Alcyoniden bekannt geworden und aus unserem Querschnitt durch Alcyonium (Taf. I, Fig. 7) leicht zu sehen ist, sind die Septen symmetrisch um das Schlundrohr vertheilt, so dass ein Dorsal- und ein Ventralfach und je 3 Seitenfächer entstehen. Ferner sind alle Septen hinsichtlich der Ausbildung ihrer Muskelfahnen, der longitudinal verlaufenden musculi retractores, von einer Seite aus orientirt. Von der Rückenfläche aus gerechnet tragen sie alle die Längsmuskeln auf der ventralen Seite, oder wenn wir die für die Zoantharien eingeführte Terminologie benutzen, die Muskelfahnen sind dem ventralen Richtungsfach zugekehrt und dem dorsalen abgewandt; von den zwei Paar Richtungssepten führt das ventrale die Längsmuskeln auf zugewandten Seiten, das dorsale Paar auf abgewandten Seiten.

Auch hier empfinden wir es als eine grosse Lücke, dass die Entwicklungsgeschichte der Alcyonarien uns noch keine Aufklärung

---

[1]) u. [2]) Nach Haacke citirt.

darüber giebt, in welcher Reihenfolge die 8 Septen und Tentakeln angelegt werden. Sollten sie alle von einer Seite des Schlundrohrs aus entstehen, etwa in der Weise, dass die im Schema (Taf. I, Fig. 7) beigefügten Zahlen das verschiedene Alter der Septen andeuten würden? Dem mag nun sein wie ihm wolle, jedenfalls sind die Alcyonarien auf Grund ihres anatomischen Baues eine natürliche, an Familien und Arten reiche Ordnung und lassen sich leicht durch die besondere Architectonik ihrer Septen characterisiren. In der Achtzahl derselben stimmen sie zwar mit den Edwardsien und den achtzähligen Larven der Actinidae überein, aber sie unterscheiden sich dabei trotzdem sehr wesentlich von ihnen in der Anordnung der Septen.

Die Actiniden, Edwardsien, Alcyonarien illustriren uns drei verschiedene Weisen, nach denen 8 Septen um das Schlundrohr vertheilt sein können. 1) Bei den Larven der Actinidae sind die Septen von 2 Seiten, einer dorsalen und einer ventralen, aus orientirt und zwar 4 von der einen und 4 von der anderen (Taf. I, Fig. 4). 2) Bei den Edwardsien sind die Septen gleichfalls von einer dorsalen und einer ventralen Seite, aber in einem andern Verhältniss orientirt, nämlich nur 2 Septen von der ventralen, dagegen 6 von der dorsalen Seite aus (Taf. I, Fig. 2). 3) Bei den Alcyonarien endlich sind alle 8 Septen nur von einer und zwar dorsalen Seite aus orientirt (Taf. I, Fig. 7). In den beiden letzten Fällen verhält sich in Folge der ungleichen Orientirung der Septen die bei den Actinien gleichartig entwickelte Bauch- und Rückenfläche verschieden, indem die letztere über erstere das Uebergewicht erhält.

Schon von mehreren Seiten ist die Ansicht ausgesprochen worden, dass die Edwardsien den Uebergang zwischen Alcyonarien und Actiniden herstellen möchten. In der That halten sie in ihrer Septenanordnung die Mitte zwischen den beiden anderen Gruppen ein und scheint uns daher diese Ansicht eine gewisse Berechtigung für sich zu haben.

3) Wie aus unseren Erörterungen hervorgeht, ist das Verhalten der Septen die Angel, um welche sich in erster Linie die Systematik der Anthozoen bewegt. Nur darf man nicht die Zahlen der Septen einseitig in das Auge fassen. Es ist dies ein Punkt, auf den wir noch mit wenigen Worten näher eingehen wollen.

Ehrenberg (45) hat zuerst die Zahl der Theile als systematisches Merkmal benutzt, indem er die Anthozoen nach

ihrer Tentakelzahl in Octactinien und Polyactinien eintheilte. Alsdann hat Haeckel (62a) nach der Antimerenzahl, welche ihm wegen ihrer bemerkenswerthen Constanz als Eintheilungsmoment in erster Linie brauchbar erschien, die Anthozoen in die Tetracorallien, Octocorallien und Hexacorallien gespalten.

Nach den von uns erhaltenen Befunden glauben wir nicht, dass den Zahlenverhältnissen — mag man die Zahl der Tentakeln, oder der Septen oder der Antimeren in das Auge fassen — ein so hoher systematischer Werth zukommt. Sollen wir zum Beispiel die Edwardsien, weil sie acht Septen besitzen, zu den Octactinien hinüberziehen! Das wäre gewiss eine künstliche Eintheilung, da die Edwardsien in anderen Eigenthümlichkeiten ihres Baues von den Octactinien erheblich abweichen und sich durch ihr solitäres Vorkommen, durch die Beschaffenheit ihrer Tentakeln, durch die Natur der histologischen Elemente andern Formen der Anthozoen mehr anschliessen. Wohin sollen wir ferner die Cerianthiden und Zoanthinen rechnen, zu den Octocorallien oder den Hexacorallien? Von den in grosser Zahl vorhandenen Septen können wir hier weder behaupten, dass sie ein Multiplum von 8, noch dass sie ein Multiplum von 6 seien.

Das Hauptergebniss unserer systematischen Erörterungen kann jetzt kurz dahin zusammengefasst werden. Bei der Eintheilung der Anthozoen sind die Septen in erster Reihe zu berücksichtigen, aber weniger die Zahl als vielmehr der Bau, die Anordnung derselben um das Schlundrohr und ihre Entwicklung. Wenn wir von dieser Grundlage ausgehen, werden die Anthozoen voraussichtlich in mehr als 2 Ordnungen zu zerfällen sein. Mit Erfolg aber kann ein neues System erst dann aufgestellt werden, wenn die verschiedenen Familien der Zoantharien, der Fleischpolypen sowohl als der Korallen, auf die Morphologie ihrer Septen, über die wir vielfach noch gar nichts wissen, nach allen Richtungen untersucht sein werden.

III. Ueber die systematische Stellung der Anthozoen im Stamme der Coelenteraten.

Bei Gelegenheit unserer Untersuchung der Actinien glauben wir für eine naturgemässe Eintheilung der Coelenteraten einen neuen und wichtigen Gesichtspunkt gewonnen zu haben; derselbe betrifft die Abstammung der Geschlechtsorgane, einen Punkt, über welchen bekanntlich bis jetzt die grössten Meinungs-

verschiedenheiten bestehen und dem wir daher vom Anfang unserer Studien über die Coelenteraten besondere Aufmerksamkeit gewidmet haben. Für die craspedoten Medusen sind wir in einer früheren Arbeit mit Hilfe von Querschnitten und gestützt auf ein reichliches Material, welches von jeder der drei Hauptabtheilungen, den Ocellaten, Vesiculaten und Trachymedusen, Vertreter enthielt, zu dem Resultat gelangt, „dass männliche und weibliche Geschlechtszellen Abkömmlinge der nach aussen von der Stützlamelle gelegenen Zellenlage sind, mit anderen Worten, dass beide dem Ektoderm angehören.“ Eine gleiche Entstehungsweise suchten wir für die übrigen Hydromedusen wahrscheinlich zu machen, enthielten uns dagegen eines bestimmten Urtheils bezüglich der höheren Thierstämme, indem wir hervorhoben, dass kein zwingender Grund vorliege, die Entwicklung der Geschlechtsorgane übereinstimmend in der ganzen Thierreihe mit dem einen oder dem anderen Keimblatt in Zusammenhang zu bringen. „Es sei denkbar, dass ein indifferentes Zellenmaterial sich sowohl im Ektoderm als im Entoderm lange Zeit erhalten und den Ausgangspunkt für die Bildung der Geschlechtsorgane abgegeben habe; ebenso sei es aber auch denkbar, dass schon frühzeitig eine Localisation der Geschlechtsproducte in einem der Keimblätter, als welches dann das Ektoderm angesehen werden müsste, eingetreten sei und dass sich diese Localisation in der ganzen Reihe der Metazoen vererbt habe.“

Wenn wir somit die Abstammung der Geschlechtsorgane als ein Problem hinstellen, welches für jede der Hauptabtheilungen des Thierreichs gesondert auf dem Wege der Beobachtung zu lösen sei, neigten wir doch selbst der Ansicht zu, dass sich dabei wahrscheinlich überall Uebereinstimmung ergeben würde, dass namentlich in verwandten Formenkreisen wie den Coelenteraten ähnliche Verhältnisse wiederkehren möchten. Daher prüften wir, als wir bei der Untersuchung der Actinien auf die Frage nach der Abstammung der Geschlechtsorgane kamen, jede Möglichkeit, die zu Gunsten des Ektoderms sprach, wurden aber durch die Beobachtung zahlreicher Formen zu dem entgegengesetzten Resultate geführt. Während bei den Hydroidpolypen die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane sich aus dem Ektoderm entwickeln, nehmen sie bei den Actinien und jedenfalls auch bei dem Reste der Zoantharien ihren Ursprung im Entoderm. Beide Abtheilungen der Coelenteraten stehen somit in Bezug auf die Abstammung der Geschlechtsorgane in einem ausgesprochenen Gegensatz, und so drängt sich uns von selbst die Frage auf: Wie verhalten sich die übri-

gen bisher nicht berücksichtigten Gruppen, die Alcyonarien, Siphonophoren, Ctenophoren und Acraspeden?

Bei den beiden zuerst genannten Abtheilungen gestaltet sich die Beantwortung der Frage sehr einfach. Die Siphonophoren sind in allen Theilen ihres Baues, in der Beschaffenheit ihres Gastrovascularsystems, in der Anwesenheit des Velum bei den Schwimmglocken und einem Theil der medusoiden Geschlechtsgemmen und in der Lagerung der Geschlechtsorgane ächte Hydromedusen, die sich, wie allgemein anerkannt ist, den Tubulariden oder wenn wir die Abtheilung nach der Medusenform benennen, den Ocellaten (Haeckel's Anthomedusen) auf das Engste anschliessen. Wir glauben darauf hin den Satz vertheidigen zu können, dass die Geschlechtsproducte bei den Siphonophoren wie bei den craspedoten Medusen im Ektoderm entstehen.

Ebenso wird es wohl kaum bestritten werden können, dass bei den Alcyonarien die Geschlechtsorgane, welche denselben Bau wie bei den Zoantharien besitzen, vom Entoderm abstammen. Hierbei können wir uns auch auf das Zeugniss derjenigen Autoren berufen, die in den letzten Jahren die Gruppe bearbeitet haben. „Die Geschlechtszellen der Pennatuliden" sagt Köllikcr (76. p. 426) „sind (Eier- und Samenzellen) auf die Zellen der Entodermstränge zurückzuführen und stehen auf jeden Fall mit den Zellen des Ektoderms in keinem Zusammenhang." In gleicher Weise hält es G. v. Koch (75. p. 18) für wahrscheinlich, dass bei Tubipora wie bei Veretillum die Generationsorgane aus Zellen des Entoderms abzuleiten sind.

Während wir bei den Siphonophoren und Alcyonarien wegen ihrer nahen Verwandtschaft mit Formen, die wir selbst erst neuerdings untersucht hatten, auf eine erneute Prüfung verzichten konnten, erschien uns ein gleiches Verfahren bei den Acraspeden und Ctenophoren nicht zulässig. Denn weder ist die systematische Stellung der beiden Abtheilungen genügend aufgeklärt, noch reichen die vorhandenen Angaben über den Bau der Geschlechtsorgane aus, um sich sei es für ihren entodermalen oder ektodermalen Ursprung zu erklären; daher waren neue Beobachtungen durchaus nothwendig.

Bei den Ctenophoren ergaben sich hierbei Resultate, die nur im Auszug mitgetheilt werden sollen, da ihre ausführlichere Darstellung den Gegenstand einer besonderen demnächst zu veröffentlichenden Arbeit bildet. Bekanntlich liegen hier die Geschlechts-

producte längs den Canälen, die unter den Plättchenreihen verlaufen, in zwei Längsstreifen, in einem Streifen die weiblichen, in dem anderen die männlichen; sie sind dem entodermalen Epithel so dicht angeschmiegt und vom Ektoderm andererseits durch eine so ansehnliche Gallertschicht getrennt, dass jeder unbefangene Beobachter auf den ersten Blick wohl geneigt sein würde, sie aus dem Entoderm abzuleiten. In diesem Sinne hat sich denn auch der neueste Bearbeiter der Ctenophoren Chun (52—54) ausgesprochen, der das verdickte Epithel der peripheren Seite der Gefässe geradezu den Mutterboden der Geschlechtsproducte nennt. Gleichwohl verhalten sich die Verhältnisse anders und stammen sehr wahrscheinlich die Eier wie die Spermatozoen aus dem Ektoderm.

Die Geschlechtsorgane entstehen als kleine Säckchen, die sich vom Ektoderm aus nach den Gastrovascularcanälen einsenken; anfänglich noch nach aussen mündend schnüren sie sich ab, indem ihre Verbindung mit dem Ektoderm sich zu einem dünnen Canal auszieht, der durch Obliteration des Lumens zu einem breiten Zellstrang wird. Wenn das Genitalsäckchen auf den Canal stösst, plattet es sich ab und verbreitert sich. Die an den Canal stossende Epithelseite, die schon von Anfang an verdickt war, wandelt sich in Sexualzellen um und treibt abgerundet endende Zellenzapfen in die Lage grosser Entodermzellen hinein; die periphere Epithelseite, in welche der aus dem Verbindungscanal hervorgegangene Zellstrang sich fortsetzt, ist steril und wird bei den männlichen Genitalsäckchen von platten, bei den weiblichen von blasigen Zellen gebildet; mit dieser Verschiedenartigkeit hängt es zusammen, dass im ersteren Fall ein spaltförmiger Raum, ein Genitalsinus, vorhanden ist, der im anderen Falle fehlt. Jedes Säckchen erzeugt nur Elemente einer Art, entweder weibliche oder männliche; zahlreiche Säckchen derselben Art bilden einen Längsstreifen.

Was endlich die Acraspeden anlangt, so werden wir unsere Beobachtungen über dieselben hier sogleich genauer schildern, indem wir 1. die Charybdeen, 2. die Discophoren und 3. die Calycozoen behandeln.

1. Die Geschlechtsorgane der Charybdeen.
Charybdea marsupialis.

Wenn wir von den in vieler Hinsicht abseits stehenden Calycozoen absehen, so zeigen die Charybdeen unter den Acraspeden die ursprünglichsten Verhältnisse; es drückt sich dies einmal darin aus, dass alle Organe (Mesenterialfäden, Radialtaschen, Sinnes-

organe, Tentakeln) wie bei dem Scyphistoma in Vierzahl vorhanden sind, während bei den übrigen Acraspeden viele derselben (Radialtaschen, Randkörper, Randlappen, Tentakeln) eine Vermehrung auf 8 und darüber erfahren haben; zweitens drückt sich aber auch der primitive Character der Charybdeen im Bau ihrer Geschlechtsorgane aus, so dass die Kenntniss derselben, wie wir später zeigen werden, uns erst den Schlüssel für das Verständniss der Geschlechtsorgane der Discophoren liefert.

Ueber den Organismus der Charybdeiden handeln eine Anzahl Arbeiten von M. Edwards, Gegenbaur, F. Müller, Semper und Claus, von denen die Arbeit des letztgenannten Forschers erst neuerdings erschienen und bei weitem die ausführlichste ist, so dass es für uns genügt, dieselbe hier allein zu berücksichtigen. Wie Claus (59), dessen Angaben wir vollkommen bestätigen können, gezeigt hat, setzt sich der Magen der Charybdea marsupialis in 4 Taschen fort, welche auf der unteren oder subumbrellaren Seite der Schwimmglocke bis zum Anfang des sogenannten Velum reichen und von einander nur durch 4 schmale in den Radien der 4 Tentakeln herablaufende Scheidewände getrennt sind. Die Scheidewände werden mit Recht als Verwachsungsstreifen bezeichnet, weil sie einer Verlöthung des Gallertschirms und der Subumbrella ihren Ursprung verdanken. Zum Zeichen dieser Entstehungsweise findet sich noch die Entodermlamelle oder Gefässplatte, eine dünne Zellenschicht, welche zwischen den Epithellagen benachbarter Taschen eine Art Verbindungshaut darstellt und dabei die umbrellare und subumbrellare Gallerte im Bereich der Scheidewand von einander trennt.

In den 4 Radialtaschen sind die 8 lamellösen Geschlechtsorgane der Art eingeschlossen, dass auf eine Tasche jedesmal zwei kommen, welche möglichst entfernt von einander an den die Radialtasche beiderseits begrenzenden Verwachsungsstreifen entspringen. An jedem der Verwachsungsstreifen sitzen daher zwei Geschlechtslamellen, welche in verschiedenen Radialtaschen liegen, aber gleichwohl aus später zu erörternden Gründen als ein zusammengehöriges Paar anzusehen sind. Die 4 Paare Genitallamellen sind in demselben Radius angebracht, wie die 4 Gruppen von Mesenterialfilamenten, die sich am oberen Ende der Scheidewand erheben.

Die Geschlechtsbänder befestigen sich fast in der ganzen Länge der Scheidewände zwischen der Subumbrella und der Entodermlamelle, sie gehören somit der subumbrellaren Wand des

Gastrovascularsystems an. An geschlechtsreifen Thieren springen sie fast bis zur Mitte der Radialtasche vor, begrenzt von einem halbkreisförmigen Rand. Sie bestehen stets aus 3 Lagen, aus einer mittleren Lage, der Stützlamelle, welche die reifen Geschlechtsproducte enthält und an der Basis in die Gallerte der Scheidewand übergeht, und aus zwei Epithelschichten, welche am freien Rand der Falte zusammenhängen und an der Insertionsstelle sich in die entodermale Auskleidung der Radialtaschen fortsetzen.

Soweit stimmen männliche und weibliche Geschlechtsorgane überein; bei der weiteren Betrachtung besprechen wir zunächst die weiblichen.

Claus hat nur jugendliche weibliche Charybdeen vor sich gehabt, so dass er die Beschaffenheit der fertigen Ovarien nicht hat studiren können. Diese Lücke können wir durch die Untersuchung eines grossen Exemplars, das wir der zoologischen Station in Neapel verdanken, ausfüllen. Auf einem Querschnitt durch ein geschlechtsreifes oder wenigstens der Geschlechtsreife nahe stehendes Ovar (Taf. X Fig. 1) erblickt man fast nichts als die grossen Eier, die so dicht gegen einander gedrängt sind, dass sie einander polygonal abplatten; sie sind in zwei Reihen angeordnet, von denen die eine der subumbrellaren Seite, die andere der umbrellaren Seite der Ovariallamelle angehört; dabei alterniren die Eier der beiden Reihen mit einander, indem die der einen in die Zwischenräume der andern Reihe hineinragen.

Jedes Ei besteht aus einem grobkörnigen Dotter und einem Keimbläschen mit Keimfleck; das letztere findet sich meist in dem Ende des Zellkörpers, welches nach der Oberfläche der Ovariallamelle schaut. Eine besondere Dotterhaut fehlt, dagegen werden die Eizellen von einander durch dünne Scheidewände getrennt, die immer da, wo ihrer mehrere zusammenstossen, sich dreieckig verbreitern. Es sind dies die Ueberreste der Stützlamelle, welche durch die starke Ausbildung der Eizellen zurückgedrängt und zu einem Fachwerk umgewandelt worden ist, das am schönsten sichtbar wird, wenn die Eier auf dünnen Schnitten herausgefallen sind. Auf beiden Seiten, nach aussen von den geschilderten zwei Reihen, liegen hier und da noch kleinere Eier, die auch noch von der Stützlamelle umschlossen sind und eine dritte und vierte unvollständige Reihe zusammensetzen. Darauf hin folgt die epitheliale Bekleidung der Ovariallamellen, eine dünne unscheinbare Schicht cubischer Zellen, welche beim lebenden Thiere jedenfalls mit Flimmern bedeckt sind.

Zwischen die Epithelzellen sind endlich noch vereinzelte Zellen eingelagert, die sowohl wegen ihres dichteren Protoplasma als auch ihrer grossen intensiver gefärbten Kerne die Aufmerksamkeit auf sich lenken und zweifellos Entwicklungsstadien von Eiern sind. Sie ruhen wie bei den Actinien auf der Stützlamelle auf und drängen die Basen der Epithelzellen aus einander; die kleinsten unter ihnen sind noch nicht so gross, als die Dicke des Epithels beträgt; beim Wachsthum dehnen sie sich zunächst nach der freien Fläche des Ovarium aus und erreichen dabei fast die Oberfläche des Epithels. Erst später verbreitern sie sich nach abwärts und kommen mit ihrem Körper erst theilweise, dann ganz in die Stützlamelle zu liegen.

So kann schon an der ausgebildeten Charybdea der Beweis geführt werden, dass die Eier sich ursprünglich im Gastralepithel befinden und erst später in die Stützlamelle gerathen. Das gleiche Resultat lässt sich mit noch grösserer Leichtigkeit bei jungen Thieren gewinnen.

Offenbar sehr jugendliche Exemplare hat Claus vor sich gehabt; bei denselben hatte, wie aus der bildlichen Darstellung und Beschreibung hervorgeht, noch keine Eizelle das Epithel vollständig verlassen. „In den Ovarien", giebt Claus an, „nimmt das Mesoderm eine mehr faserige, lamelläre Structur an und erfüllt die Axe der Ovarialplatte, so dass das Keimlager von beiden Flächen der Stützsubstanz aufliegt." „Die Entodermzellen laufen am basalen Ende in auffallend lange Stützfasern aus, welche bis zur Mesodermplatte zu verfolgen sind, in die sie ohne Grenze überzugehen scheinen. Die zwischen gelagerten Zellen des Keimlagers liegen auf der Mesodermachse auf und rücken mit fortschreitender Grössenzunahme auf Kosten der epithelialen Bekleidung der Oberfläche zu. Indem die anliegenden Entodermzellen sich oberhalb der wachsenden Eier mehr und mehr verdünnen, werden im Umkreis der letzteren follikelähnliche Räume gebildet, deren Wandung zuletzt wahrscheinlich an der Oberfläche dehiscirt, so dass das Ei nach aussen gelangen kann. Die jüngsten in der Tiefe gelegenen Keime sind kleine Zellen mit spärlichem Plasmahof und grossem homogenen Kern. Mit fortschreitender Grössenzunahme wird das Protoplasma körnerreicher, während sich der Kern in Keimbläschen und Keimfleck differenzirt."

Wenn wir auch so frühe Stadien wie Claus nicht beobachtet haben, so konnten wir doch noch ein zweites Exemplar der Charybdea marsupialis untersuchen, das in der Reife seiner Ovarien

zwischen dem zuerst von uns besprochenen und dem von Claus geschilderten Exemplar etwa die Mitte hielt. Das Epithel war hier ebenfalls von hohen Cylinderzellen gebildet, zwischen denen die Eikeime lagen, die kleineren in der Tiefe und auf der Stützlamelle, die grösseren hervorgewölbt bis zur Oberfläche. Auch fanden sich Eizellen, deren stark angeschwollener Körper in die Stützlamelle hineinragte, die an Menge ansehnlich, aber nicht wie Claus angiebt, von faseriger Beschaffenheit war. Gänzlich aus dem Epithel ausgeschiedene Eier fehlten an manchen Stellen völlig, an andern Stellen waren sie vorhanden, bildeten aber auch hier nur eine einzige Reihe und liessen zwischen sich und dem Epithel reichliche Mengen von Stützsubstanz übrig.

Männliche Thiere haben wir gar nicht und Claus nur auf ziemlich vorgerückten Entwicklungszuständen untersucht. Die Spermatoblasten sind wie die reifen Eier in die Stützlamelle eingeschlossen und füllen quere Fächer aus, die durch dünne Lamellen der Stützsubstanz sowohl von einander, wie von der Epithelschicht getrennt werden. Dass auch sie ursprünglich aus dem Entoderm stammen, kann um so weniger fraglich sein, als in der Gallerte der Charybdeen ausserdem keine Zellen vorkommen und als eine Verbindung mit dem Ektoderm nirgends besteht.

2. Die Geschlechtsorgane der Discophoren.
Pelagia noctiluca.

Ueber den makroskopischen Bau der Geschlechtsorgane der Discophoren sind wir vornehmlich durch die der Hauptsache nach übereinstimmenden Angaben von L. Agassiz (5a. p. 57) und Claus (58. p. 30—32) genügend unterrichtet, so dass wir uns mit einer kurzen zusammenfassenden Darstellung begnügen können. Demnach entstehen die Geschlechtsorgane in der subumbrellaren Wandung des Magens selbst oder besonderer Aussackungen desselben, der Gastrogenitaltaschen, als vier ansehnliche Körper, die in die Radien zweiter Ordnung (Claus) oder die Interradien (Haeckel) fallen; sie liegen daher auf gleichen Linien mit den 4 Gruppen der Mesenterialfilamente und den 4 interradialen Randkörpern, während die übrigen 4 Randkörper in den Radien erster Ordnung oder perradial gestellt sind.

Von einander getrennt werden die Geschlechtsorgane durch die kräftigen Basen oder Wurzeln der 4 Mundarme, welche von Claus die unpaaren Pfeiler genannt werden. Dieselben sind Nichts als Verdickungen des Gallertgewebes, das sich bei allen

Acraspeden zwischen der subumbrellaren, dem Ektoderm angehörigen Muskellage und dem subumbrellaren Epithel des Gastrovascularsystems vorfindet. Indem die verdickten Pfeiler nach der Schirmhöhle zu prominiren, entstehen zwischen ihnen vertiefte Stellen, die Subgenitalhöhlen oder die Schirmhöhlen der Geschlechtsorgane. Diese gewinnen das Aussehen besonderer Gruben noch weiter dadurch, dass sowohl nach dem Mittelpunkte des Schirmes zu als auch nach der Peripherie hin die subumbrellare Gallerte gleichfalls verdickt ist, dass sich ferner die Substanz der unpaaren Pfeiler von beiden Seiten eine Strecke weit über die Höhlung herüber legt, den Zugang zu derselben beschränkend.

Demnach sind die Subgenitalhöhlen Räume, welche durch eine mehr oder minder weite Oeffnung direct nach aussen in die Schirmhöhle münden, von dem Gastrovascularsystem dagegen, speciell vom Magen, durch eine dünne Gallertschicht getrennt werden; da letztere leicht einreisst, so können sich bei unvorsichtiger Behandlung Communicationen zwischen den Subgenitalhöhlen und dem Magen ausbilden, Artefacte, welche von früheren Autoren, namentlich von Ehrenberg, für normale Vorkommnisse gehalten worden sind.

Die dünne am unverletzten Thiere undurchbohrte Gallertschicht bringt die Geschlechtsproducte zur Entwicklung; bei den meisten Discophoren — z. B. bei der Pelagia noctiluca, an welcher wir unsere Untersuchungen angestellt haben und auf welche die hier gegebene Beschreibung daher in erster Linie Rücksicht nimmt — ist sie stark gefaltet und bildet eine Art Bruchsack, das Genitalsäckchen, welches in normaler Lagerung in den Subgenitalraum herabhängt und so einen mit dem Magen communicirenden Binnenraum umschliesst, das aber künstlich auch wie ein Handschuhfinger umgestülpt werden kann, so dass es dann in den Magen hineinreicht, während der von ihm umgebene Binnenraum nun umgekehrt von der Subgenitalhöhle aus zugänglich ist.

Das Genitalsäckchen (Taf. X, Fig. 7) ist nicht glattwandig, sondern seinerseits wieder mit grösseren und kleineren Aussackungen bedeckt. Bei Pelagia z. B. zerfällt es durch eine mittlere und zwei seitliche Einschnürungen in 4 Hauptlappen, von denen die zwei mittleren enger zusammengehören, so dass man auch, wie es vielfach geschieht, von 3 Hauptlappen reden kann. Jeder Hauptlappen ist wieder mit zahlreichen kleinen Ausstülpungen bedeckt, deren Zahl um so grösser ist, je strotzender das ganze Organ mit Eiern oder Spermatozoen beladen ist, und so biegt und faltet sich

das Genitalsäckchen krausenartig in complicirter Weise ein, damit für die Entwicklung der Geschlechtszellen genügender Platz gewonnen wird.

Von den Wandungen des Organs ist nur ein bestimmter Bezirk von der Gestalt eines breiten bandförmigen Streifens mit der Bildung der Geschlechtszellen betraut. Dieser Streifen oder das Genitalband (Taf. X, Fig. 7 u. 8) liegt in der Gegend, in welcher das Säckchen seinen grössten Umfang hat und macht alle Faltungen und Einbiegungen desselben mit. Wenn wir hiervon absehen, besitzt es die Form eines Hufeisens, dessen Krümmung nach der Peripherie, dessen Schenkel nach der Mitte der Scheibe gewandt sind. Bei der Pelagia noctiluca sind die Enden der Schenkel einander fast bis zur Berührung genähert. Ausserdem schien uns auf der Höhe der Krümmung das Genitalband eine kleine Strecke weit unterbrochen zu sein, so dass dann in jedem Geschlechtsorgan vielmehr zwei Bänder oder ein Paar vorhanden sein würden. Dies wäre wichtig für die Vergleichung mit den Charybdeen, bei welchen acht ebenfalls paarweis vereinte Genitalblätter vorhanden sind, und ferner für die Vergleichung mit der Nausithoë, der einzigen Discophore, welche mit 8 Geschlechtsorganen versehen ist. Leider hatten wir kein genügendes Material, um über diesen Punkt zu sicheren Resultaten zu gelangen.

Durch das Genitalband wird die Wandung des Genitalsäckchens in einen proximalen und distalen Theil zerlegt; während letzterer nichts von Interesse bietet, ist der erstere der Träger der Mesenterialfilamente (Fig. 7 u. 8 v^1), die, grössere und kleinere durcheinander, in mehreren Reihen gestellt sind, stets aber einen Zug beschreiben, der den Windungen des Genitalbandes parallel verläuft.

Während soweit alle Verhältnisse durch die Beobachtungen früherer Forscher genügend geklärt sind, ist der feinere Bau der Genitallamelle, dieses wichtigsten Abschnitts des gesammten Organs, noch unvollkommen bekannt. Agassiz (5a. p. 13) weiss über dieselbe Nichts zu sagen, als dass sie die Eier und deren Entwicklungsstufen, als welche er kleine Körnchen (!) ansieht, umschliesst. Ausführlicher ist Claus (58. p. 5, 24, 31), indem er folgende Schichten unterscheidet. Nach aussen (auf der ektodermalen Seite) liegt eine Schicht Epithelmuskelzellen, nach innen ein entodermales, Nesselzellen enthaltendes Cylinderepithel, dazwischen die Gallerte; vom Cylinderepithel wird durch eine Schicht flüssiger Gallerte das Keimepithel getrennt, aus dem die Eizellen hervorknospen

sollen. Dieselben sind bei Chrysaora, von der Claus die ausführlichste Schilderung giebt, von einem Follikelepithel umhüllt, entwickeln sich im Inneren der Gallerte zu Gastrulae und durchbrechen schliesslich das Gastralepithel, um so in das Gastrovascularsystem und von da durch den Mund nach aussen zu gelangen.

Diese Angaben enthalten zwar nichts Unrichtiges, sie sind aber nicht erschöpfend und bedürfen in einigen wichtigen Punkten der Ergänzung; namentlich wird durch die Beobachtungen von Claus nicht entschieden, ob die Zellen des Keimepithels und damit auch die Eier dem Entoderm oder dem Ektoderm angehören. Anfänglich rechnete sie daher auch Claus zum Entoderm, während er es später (60a. p. 281) für wahrscheinlicher erklärte, dass sie aus dem Ektoderm stammen und erst secundär unter den Entodermbelag gelangen.

Schon ohne Mikroskop kann man am Genitalband manche wichtige Beobachtungen machen, wenn man ein Stück desselben sammt den angrenzenden Theilen des Säckchens herausschneidet, möglichst glatt ausbreitet und mit blossem Auge oder mit der Loupe betrachtet (Taf. X, Fig. 8). Man wird dann gewahr, dass der proximale, den Mesenterialfilamenten (v^1) zugewandte Rand des Bandes sich weniger scharf markirt, als der distale; dieser letztere ist eine wulstige, besonders deutlich bei männlichen Thieren hervortretende Lippe, die der Membran des Genitalsäckchens wie aufgelagert erscheint. In der That gelingt es auch, mit einer Nadel zwischen die Lippe und die Membran einzudringen, ja bei einiger Ausdauer gelingt es sogar, diese auf Strecken abzustreifen und vom Genitalband zu entfernen. Stellenweise stösst man dabei auf Widerstand, welcher, je mehr man sich dem proximalen Rand nähert, um so mehr zunimmt und wie wir bei der mikroskopischen Untersuchung später noch genauer sehen werden, von Verwachsungen herrührt.

Wenn sich schon in der geschilderten Weise die Anschauung gewinnen lässt, dass das Genitalband in der That eine Lamelle ist, welche der Säckchenwand von Innen aufgelagert und mit ihr mehr oder minder fest verbunden ist, so wird dieselbe durch Querschnitte noch weiter sicher gestellt und ergänzt. Betrachten wir zunächst im Anschluss an die Figur 6, Tafel X die Verhältnisse, wie sie uns bei weiblichen Medusen entgegentreten.

Die Wandung des Genitalsäckchens (vergl. auch Taf. IX, Fig. 1, 2, 3, 6) besteht aus drei Schichten: 1. den Epithelmuskelzellen des Ektoderms (ek), kleinen cubischen Elementen

mit relativ grossen Kernen, unter denen eine Lage (auf dem Schnitt quer getroffener) Muskelfasern (m) nachweisbar ist; 2. einer dünnen Schicht einer homogenen Gallerte; 3. einer Schicht Entodermzellen (en). Diese sind hohe Cylinderzellen mit deutlichen Kernen, dazwischen hie und da Nessel- und Drüsenzellen, von welchen letztere durch ihren bauchig aufgetriebenen, in Carmin sich intensiv färbenden Körper schon auf Flächenpräparaten auffallen.

Von der inneren oder entodermalen Seite der besprochenen Membran entspringt das Ovarialband mit seinem proximalen, den Mesenterialfilamenten zugekehrten Rande; es bildet eine Falte, welche in das Innere des Genitalsäckchens vorspringt, der Wandung desselben aber so dicht angeschmiegt ist, dass nur ein schmaler Zwischenraum zwischen beiden Theilen bestehen bleibt. Diesen Zwischenraum nennen wir den Genitalsinus (Taf. X, Fig. 6; Taf. IX, Fig. 1, 2, 3, 6 si); er steht da, wo das Ovarialband frei endet, mit dem Raum des Genitalsäckchens im Zusammenhang und ist somit im Wesentlichen nur ein besonderer Abschnitt desselben; auf der anderen Seite, wo das Ovarialband entspringt, endet er blind geschlossen.

Das Epithel des Genitalsinus (en′ und en″) wird, abgesehen von einigen noch besonders zu beschreibenden Stellen, an denen es eine anderweitige Beschaffenheit annimmt, von kleinen, platten, endothelartigen Elementen zusammengesetzt. Dies gilt sowohl von der parietalen (en′) als auch von der visceralen Seite (en″), d. h. von der Seite, welche die Wand des Genitalsäckchens bilden hilft, wie von der Seite, welche dem Ovarialbande angehört. Das parietale Epithel geht am Rand des Genitalsinus continuirlich in das hohe Cylinderepithel über, welches das Gastrovascularsystem auskleidet und ebenso verändert hier das viscerale Epithel seinen Charakter und verdickt sich, um als Cylinderepithel die gastrale Fläche des Ovarialbandes zu überziehen (Taf. IX, Fig. 5).

Um das Ovarialband in seiner Stellung zu befestigen, spannen sich quer durch den Genitalsinus von der visceralen zur parietalen Seite kleinere und grössere, dünnere und dickere Bälkchen aus (Taf. X, Fig. 2); es sind von platten Epithelzellen bedeckte Gallertfäden, welche es bedingen, dass das Band nur mühsam von der Säckchenwand abgezogen werden kann und dass es von dieser bisher nicht als eine besondere Lamelle unterschieden worden ist.

Was nun den feineren Bau des Ovarialbandes selbst anlangt, so ist seine Grundlage eine Gallertschicht von nicht unbedeutender Stärke, welche nur da, wo sie in die subumbrellare

Gallerte der Wand des Genitalsäckchens übergeht, verdünnt ist. An dieser Stelle (Taf. IX, Fig. 1) erscheint sie auf Querschnitten nur als ein dünnes Fädchen, welches bei einiger Dicke des Schnittes ganz übersehen werden kann, so dass es dann den Anschein gewinnt, als ob auch hier das Epithel des Genitalsinus und das Gastralepithel unmittelbar in einander übergingen.

In der Gallertschicht sind die Eizellen eingebettet, welche in ihrem Vorkommen auf das Ovarialband beschränkt und in ihm in sehr regelmässiger Weise vertheilt sind. Sie bilden eine einzige Reihe, die dicht unter dem visceralen Sinusepithel liegt, von dem Gastralepithel aber durch eine breitere Lage von Gallerte getrennt wird; am kleinsten sind sie im basalen Theil des Ovarialbandes und nehmen sie nach dem freien Rand desselben beständig an Grösse zu. Den freien Rand selbst erreichen sie nicht, sondern hören in einiger Entfernung auf, so dass der letzte sterile Theil des Ovarialbandes nur eine dünne, epithelbedeckte Gallertlamelle ist (Taf. X, Fig. 6; Taf. IX, Fig. 5).

Noch schöner als an Querschnitten überblickt man die Vertheilung der Eizellen an Flächenpräparaten, die man sich anfertigt, indem man die Wand des Genitalsäckchens abzieht. Dann überzeugt man sich, dass an der Basis der Ovariallamelle eine Art Keimzone existirt, gebildet von kleinen dichtgedrängten Eikeimen, welche nach dem freien Rande grossen und weiter aus einander gerückten Eizellen Platz machen.

Die nahezu reifen Eizellen (Taf. X, Fig. 3) sind ansehnliche, feinkörnige, im frischen Zustand bräunlich pigmentirte Körper mit einem excentrisch dicht unter der Oberfläche gelegenen Keimbläschen, welches einen Keimfleck enthält; sie sind einzeln von der Gallerte allseitig umschlossen, doch so, dass diese nach dem Genitalsinus nur als eine dünne Membran nachweisbar ist. Der durch das Keimbläschen ausgezeichnete Theil des Eies grenzt constant an das Sinusepithel (en″), welches in dieser Gegend einen besonderen Charakter annimmt. Seine Zellen werden hoch cylindrisch und von Vacuolen aufgetrieben, so dass das Protoplasma nach der Basis, wo auch der Kern liegt, zusammengedrängt wird, nach der Peripherie dagegen nur noch in Gestalt eines zarten Netzwerks auftritt. Von einander werden die Zellen durch dünne Membranen getrennt; in ihrer Gesammtheit bilden sie eine Schicht, die auf Querschnitten der Peripherie des Eies wie eine Krone aufsitzt, von der Fläche dagegen gesehen wie facettirt aussieht, ähnlich der Zellenschicht, welche die Hörgrube von Mitrocoma bedeckt.

Bei den kleineren Eizellen (Fig. 2) fehlen die blasigen Zellen; sie sind von einem Epithel bedeckt, das entweder wie sonst ein dünnes Häutchen ist oder sich zu verdicken beginnt, wodurch die Zellenkrone der reifen Eier vorbereitet wird.

Von der grössten Bedeutung ist endlich die genaue Untersuchung der schon oben von uns gelegentlich als Keimzone bezeichneten Gegend, weil dieselbe uns über die Entwicklungsweise und Abstammung der Eier Aufschluss verschafft (Taf. IX, Fig. 1). Im Hintergrund des Genitalsinus gehen, wie wir oben gesehen haben, dessen parietale und viscerale Epithelbekleidung in einander über und nähern sich dabei dem Gastralepithel so sehr, dass die Gallerte des Ovarialbandes zu einem äusserst dünnen Streifen wird. Hier verdickt sich nun das viscerale Sinusepithel und besteht im Winkel selbst aus cubischen oder cylindrischen Zellen; dann folgen rundliche Elemente mit relativ grossem Kern und Kernkörperchen, bei welchen es nicht zweifelhaft sein kann, dass sie, zum Theil wenigstens, die Keime künftiger Eizellen sind. Einige von ihnen reichen bis an die Oberfläche und sind somit Theile des Epithels selbst, andere liegen mehr in der Tiefe. Ein Unterschied zwischen Ei- und Epithelzellen lässt sich hier nicht machen, da es indifferente Formen giebt, von denen man ebensowohl annehmen kann, dass sie bestimmt sind, durch Grössenzunahme sich zu Eiern umzuwandeln, als auch, dass sie sich später zu Epithelschüppchen abplatten werden. Ein solcher Unterschied prägt sich erst weiter nach der Peripherie zu aus, wo das Epithel zu einem Plattenepithel wird. Die Eier besitzen hier eine eigenthümliche birnförmige Gestalt; mit dem angeschwollenen Ende sind sie nach der gastralen Seite zugewandt, mit ihrer Spitze befestigen sie sich an das Epithel; ja es sah häufig sogar aus, als ob die Spitze selbst noch zwischen die Epithelzellen eindringt.

Bei dem allmähligen Uebergang, der in der Keimzone zwischen dem Epithel und der Schicht der Eier existirt, kann es nicht zweifelhaft sein, dass diese aus der Umwandlung von Epithelzellen entstehen und erst secundär in die Tiefe rückend in die Gallerte aufgenommen werden. Da das Epithel nun mit der Auskleidung der Gastralräume in continuirlichem Zusammenhang steht, können die Eizellen nur als Abkömmlinge des Entoderms angesehen werden.

Bei den männlichen Geschlechtsorganen (Taf. IX, Fig. 2. 3. 6) kehren in vieler Beziehung ähnliche Verhältnisse

wieder wie bei den weiblichen. Auch hier erhebt sich nach aussen von den Mesenterialfilamenten von der Wand des Genitalsäckchens eine die Hodenfollikel enthaltende Falte, auch hier legt sich diese Falte dicht an die Wand, welche ihr den Ursprung gegeben hat, und wird an ihr stellenweise durch Gallertfäden so eng befestigt, dass beide Membranen scheinbar ein zusammengehöriges Ganze bilden, während doch dazwischen ein mit dem Gastrovascularsystem zusammenhängender Raum, der Genitalsinus, erhalten bleibt. Auch hier ist das Epithel des Genitalsinus sowohl auf der parietalen wie visceralen Seite flach, während es im Gastralraum aus cubischen Zellen besteht. Auch hier findet sich endlich am Grunde des Genitalsinus eine Keimzone, von welcher aus die Reife der Geschlechtsproducte zunimmt, je mehr wir uns dem freien Rand der Genitalfalte nähern. Wir können daher von der allgemeinen Schilderung aller dieser Verhältnisse Abstand nehmen und direct auf die Bildung und Entwicklung der Hodenfollikel selbst eingehen.

Wenn wir mit der Keimzone (Fig. 2 und 3) beginnen, so begegnen wir am Anfang derselben einem Epithel von grossen Zellen, die in einer einzigen Lage angeordnet sind. Dies ist jedoch nur eine kurze Strecke weit der Fall, dann verdickt sich das Epithel zu rundlichen Zapfen, die in die Gallerte ragen und die Anlage der Hodenfollikel vorstellen. Die kleinsten sind solid und setzen sich aus Zellen zusammen, die radial um einen Mittelpunkt gruppirt sind und deren Kerne nach der Peripherie zu liegen; die grösseren besitzen dagegen einen Hohlraum, der von den Zellen in einschichtiger Lage umgeben wird; der Hohlraum schien mit dem Genitalsinus zu communiciren, so dass dem Hodenfollikel der Bau einer tubulösen Drüse zukommen würde. Ueber diesen letzteren Punkt sind wir jedoch nicht zu völlig sicheren Resultaten gelangt, weil das von uns untersuchte Material hierzu nicht geeignet war.

Der Hohlraum im Innern wird deutlicher bei grösseren Hodenfollikeln (Fig. 4 und 6), welche nunmehr vollkommen abgeschnürt als ovale Körper unter dem Epithel in der Gallerte lagern und nur eine einzige Schicht grosser Zellen erkennen lassen. Bei fortschreitender Reife theilen und vermehren sich die Zellen bis endlich aus ihnen die kleinen Spermatoblasten hervorgehen. Dabei wächst der ganze Follikel und verändert in eigenthümlicher Weise seine Gestalt; er bildet blindsackförmige Ausstülpungen, die sich ihrerseits wieder verästeln und sich in maeandrischen Win-

dungen mit Ausläufern von anderen Hodenfollikeln verschlingen; schliesslich steht man bei der Betrachtung von Querschnitten einem unentwirrbaren Durcheinander von Strängen gegenüber, an denen man nicht mehr feststellen kann, welche Fortsätze dem einen Hodenfollikel und welche dem anderen zukommen. Klarere Bilder gewinnt man auf Flächenschnitten der Genitalfalten; man vergleiche hierüber das in Figur 4 auf Tafel IX abgebildete Stück eines Flächenschnitts, welcher einige jüngere Hodenfollikel mit ihren Blindsäcken bei schwacher Vergrösserung darstellt.

Zum Unterschied von den Ovariallamellen, bei denen die Eier früher aufhören, reichen bei männlichen Genitalfalten die Hodenfollikel bis zum freien Rand, so dass hier die Falte ihre grösste Dicke erreicht (Fig. 6).

Das wichtigste Resultat der mitgetheilten Untersuchungen ist der Nachweis, dass die Spermatoblasten sich wie die Eier durch Vermittelung des Sinusepithels von dem Entoderm ableiten; dabei ist jedoch ein Unterschied vorhanden, insofern die Eizellen einzeln aus dem Epithel ausscheiden und in die Gallerte gelangen, die Spermatoblasten in grosser Zahl; die Eizellen entwickeln sich anfänglich wie einzellige, die Hodenfollikel wie vielzellige Drüsen.

Ein weiteres Resultat ist darin gegeben, dass es auf Grund der referirten Beobachtungen möglich ist, die Geschlechtsorgane der Pelagia und der ihnen nahestehenden Discophoren auf die der Charybdeiden zurückzuführen. Schon Claus hat mit Recht hervorgehoben, dass die 4 Paar Genitalblätter der Charybdea Marsupialis den 4 Genitalsäckchen der Acraspeden homolog sind, weil sie mit den Mesenterialfilamenten in gleichen Radien liegen; er liess dabei unberücksichtigt, dass nach der damals allgemein verbreiteten Auffassung vom Bau der Genitalsäckchen die Geschlechtsproducte bei den Discophoren in den Wandungen des Gastrovascularsystems selbst, bei den Charybdeen dagegen in besonderen Falten eingeschlossen sein würden. Die Schwierigkeiten, welche sich aus dieser irrthümlichen Auffassung für die Vergleichung ergaben, sind nun durch den Nachweis beseitigt, dass auch bei den Acraspeden die Geschlechtsorgane Falten sind, die in den Magen hineinragen und nur deswegen nicht den Eindruck von Falten machen, weil sie der Wandung des Säckchens dicht angeschmiegt sind. Da nun jedes der 4 Geschlechtsorgane der Charybdeen aus zwei Theilen zusammengesetzt ist, so wäre es von Interesse zu wissen, ob nicht das Geschlechtsband

der Acraspeden ebenfalls aus paarigen Theilen besteht. Einige von uns gemachte Beobachtungen weisen darauf hin, doch sind sie nicht darnach angethan, um eine bestimmte Antwort zu geben, sondern nur um die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt zu lenken.

Daraus dass die Geschlechtsorgane der Acraspeden Falten sind, erklären sich Beobachtungen, die J. Clark (56. p. 51) über die Entleerung der reifen Eier und Spermatozoen gemacht hat und die er in folgender Weise wiedergiebt. „Wenn die Masse der Geschlechtszellen völlig reif ist, so spaltet sich die innere Wand sammt der Gallertschicht und sammt der Muskellage(!), so weit als diese die fragliche Masse umhüllt, von der äusseren Wand längs zwei den beiden Rändern des Genitalorgans entsprechenden Linien ab und hängt lose nach Art eines Bandes in den verdauenden Hohlraum herab. Von der neu geschaffenen Wundfläche des Bandes gerathen die Eier und Samenelemente in den Hauptraum der Scheibe.“ Die Beobachtungen des amerikanischen Forschers sind jedenfalls richtig, ihre Deutung jedoch eine irrige; es wird keine Wundfläche geschaffen, kein Theil der Wandung abgespalten; sondern offenbar reissen nur unter dem Druck der sich entleerenden Geschlechtsproducte die Haltefäden, vielleicht stellenweise auch die stark verdünnte Basis der Falte durch, so dass diese sich nun zu erkennen giebt als das, was sie auch früher war, ein bandartiger auf der einen Seite festgewachsener Streifen.

Nachdem wir so die übereinstimmenden Merkmale hervorgehoben haben, müssen wir auch die wichtigeren Unterschiede, die zwischen den Geschlechtsorganen der Charybdeen und der Pelagien thatsächlich vorhanden sind, erörtern. Bei ersteren entstehen die Eikeime auf beiden Seiten der Falte und auf jeder wiederum allerorts; bei letzteren ist die Production nicht nur auf eine Seite beschränkt, während die andere, die gastrale, dauernd steril ist, sondern auch auf der fruchtbaren Seite ist es nur ein schmaler, dem Ursprung der Falte parallel verlaufender Streifen, der allein als Keimzone fungirt. Indessen kann es sich hier nur darum handeln, dass das bei den Charybdeen noch erhaltene ursprüngliche Verhalten einem höher differenzirten Zustand bei den Acraspeden Platz gemacht hat.

3. Die Geschlechtsorgane der Calycozoen.
Craterolophus Tethys.

Mit den acraspeden Medusen wurde zuerst von Lamarck und später von Huxley, Agassiz und zahlreichen anderen For-

schern die kleine Gruppe der Lucernarien vereinigt. Die Berechtigung dieses Verfahrens ist fast durch alle neueren Arbeiten, vor Allem durch die Beobachtungen von Clark, Taschenberg, Claus und Kling vollständig bestätigt worden, wesshalb auch wir nicht umhin können, diese Thiere hier, wo wir über die Geschlechtsorgane der Acraspeden handeln, in den Kreis unserer Betrachtungen zu ziehen.

Unsere Untersuchungen wurden an Exemplaren angestellt, die wir vor längerer Zeit auf Helgoland gesammelt und in absolutem Alkohol conservirt hatten. Dieselben gehören alle einer Art an, die in der Neuzeit von Kling unter dem ihr von Clark gegebenen Namen Craterolophus Tethys, von Taschenberg als neue Art, Lucernaria Leuckarti, beschrieben worden ist. Wir behalten die Bezeichnung Craterolophus Tethys als die ältere bei.

Rufen wir uns zunächst die Grundzüge der Lucernarienorganisation ins Gedächtniss, so haben wir einen Körper vor uns von der Gestalt eines flachen Bechers oder auch eines stark gewölbten umgekehrten Schirmes, dessen Rand in 8 häufig paarweis genäherte, an ihrem Ende von einem Tentakelhaufen bedeckte Fortsätze oder Arme ausgezogen ist, dessen convexe Seite sich in einen auf Algen festsitzenden Stiel verlängert, während die concave oder subumbrellare Seite in ihrer Mitte das viereckige Magen- oder Mundrohr und am Ende desselben die Mundöffnung trägt. Durch den Mund gelangt man direct in den Magen, den ansehnlichsten Abschnitt des coelenterischen Systems, welches sich ferner einerseits in die Scheibe, andererseits in den Stiel fortsetzt. Der weite in der Scheibe enthaltene und bis zu ihrem Rande reichende Hohlraum zerfällt durch 4 schmale radiale Septen, die in ihrer Lagerung genau der Einbuchtung zwischen zwei einander genäherten Armen entsprechen, in die 4 Radialtaschen oder Radialkammern, die nur am Scheibenrand durch eine Art Ringcanal verbunden sind. Auch der Hohlraum des Stieles wird durch 4 leistenartige Vorsprünge, Verlängerungen der Radialsepten, mehr oder minder vollständig abgetheilt und verwandelt sich auf diese Weise bei manchen Arten in 4 Längscanäle, die nur im oberen Theile des Stieles unter einander communiciren.

Bei unserem Untersuchungsobject fanden sich noch 4 weitere gastrovasculare Räume, welche wir die Gastrogenitaltaschen nennen wollen; es sind Ausstülpungen des Magens, die in der subumbrellaren Wand der Radialtaschen nach dem Schirmrand zu verlaufen, ohne diesen selbst zu erreichen; sie sind nicht so ansehnlich und breit, wie die Radialtaschen und werden daher von

den Septen jederseits durch ein Stück der subumbrellaren Wand der Radialtaschen, in welchem ein starker Muskelstrang enthalten ist, getrennt. Ein Querschnitt durch den Schirm, parallel und nahe dem Rand geführt, ergiebt daher in einem jeden Quadranten zwei Räume übereinander, von denen der grössere die Radialtasche, der kleinere die Gastrogenitaltasche ist. Letztere tritt, wenn man, in der angegebenen Richtung weiter schneidend, sich vom Schirmrand entfernt, mit dem Magen in weite Verbindung.

Dadurch, dass die vom Magen aus hervorgestülpten Gastrogenitaltaschen die Subumbrella nach der Schirmhöhle zu stark hervorwölben, entstehen 4 mit ihnen alternirende sackförmige Vertiefungen, die Intergenitaltaschen. Dieselben hängen, wie schon aus dem Gesagten ersichtlich ist, mit dem Gastrovascularsystem nirgends zusammen, vielmehr münden sie mit weiter Oeffnung in die Schirmhöhle, während sie sich nach abwärts verengern, bis sie ganz in der Tiefe, da wo Magen, Radial- und Gastrogenitaltaschen sich verbinden, blind endigen.

Jede Gastrogenitaltasche (Taf. IX, Fig. 10) besitzt 4 Wände, durch eine Wand wird sie von der Schirmhöhle, durch eine zweite von der Radialtasche, durch die dritte und vierte von den angrenzenden Intergenitaltaschen getrennt. Die beiden letztgenannten Wände sind für unsere weitere Beschreibung von Wichtigkeit, weil in ihnen die Geschlechtsorgane liegen.

Die Geschlechtsorgane sind bandförmige Streifen, welche am Magen beginnen und bis zum Ende der Gastrogenitaltaschen reichen. Anfänglich sind sie schmal und glatt, je mehr man sich aber der Peripherie nähert, um so mehr verbreitern und falten sie sich (Fig. 11). Dadurch werden Aussackungen der Wand der Gastrogenitaltasche hervorgerufen, welche abwechselnd in diese, abwechselnd in die Intergenitaltasche hervorragen. Alle Aussackungen sind etwas schräg zur Längsrichtung des Genitalbandes gestellt, was insofern Beachtung verdient, als dadurch, wie wir später sehen werden, das Verständniss der Querschnittsbilder erschwert wird.

Im Ganzen sind 8 Genitalbänder vorhanden, zwei in jeder Gastrogenitaltasche. Diese zwei sind am blinden peripheren Ende der Tasche am meisten genähert, ohne jedoch hier zusammenzuhängen, entfernen sich dagegen nach der Axe des Körpers zu etwas von einander, weil die Tasche sich erweitert. Hierbei nähern sich die zugewandten Genitalbänder benachbarter Taschen, bis sie nur noch durch eine schmale Stelle der Magenwand, welche

dem Septum der Radialtaschen entspricht und die Hauptmasse der Mesenterialfilamente trägt, von einander getrennt werden. Eine Verschmelzung, welche Claus (59. p. 12) anzunehmen scheint, und die nach Clark's Angaben (55. p. 535) bei einigen Arten vorhanden ist, bei anderen fehlt, tritt somit beim Craterolophus Thetys nicht ein.

Um vom Bau der Genitallamellen ein vollständiges Bild zu erhalten, muss man in zwei Richtungen Schnitte durch die Gastrogenitaltaschen legen, Querschnitte und Flächenschnitte, d. h. Schnitte, welche das eine Mal senkrecht zur Subumbrella und parallel dem Schirmrand (Taf. IX, Fig. 10), das andere Mal parallel der Subumbrella (Taf. IX, Fig. 11) geführt sind. Letztere werden die zwei Genitallamellen einer Tasche ihrer ganzen Länge nach treffen.

Querschnitte ergeben je nach dem Orte, dem sie entnommen sind, sehr verschiedene Bilder; der in Figur 10 dargestellte Schnitt ist durch das periphere Ende der Gastrogenitaltasche gelegt, die an beiden Seiten durch die Muskeln (m) begrenzte Lamelle ist die Subumbrella, welche nach abwärts von dem entodermalen Epithel (en) der Radialtasche, nach aufwärts vom Ektoderm (ek) bekleidet ist; die Radialtasche selbst d. h. ihre anderweitigen Begrenzungen, die Septen und die umbrellare Gallerte, sind nicht dargestellt. In der Mitte der subumbrellaren Lamelle eingeschlossen und dieselbe nach der Schirmhöhle zu hervorwölbend liegt die Gastrogenitaltasche (gt), deren seitliche Wandungen durch die Einlagerung der Geschlechtsorgane verdickt sind. Auf der linken Seite erblickt man neben der Gastrogenitaltasche noch eine Hervorwölbung (ebenfalls mit gt bezeichnet) und in derselben ein Lumen; dies rührt daher, dass hier vom Schnitt eine der seitlichen Ausbuchtungen der Gastrogenitaltasche getroffen worden ist, die ja, wie oben hervorgehoben wurde, stets etwas schräg nach vorn gerichtet sind.

Würde man einen Querschnitt mehr durch das centrale Ende einer Gastrogenitaltasche legen, so würde die an die Radialtasche grenzende Scheidewand sich gar nicht verändern, die Genitalbänder nur insofern, als die seitlichen Aussackungen wegfielen; verändern würde sich dagegen die vierte Seite, sie würde zunächst mit der Magenwand verschmelzen, dann würden beide verschwinden und die Gastrogenitaltasche nunmehr mit dem Magenraum in offener Communication stehen.

Mit Hilfe der Flächenschnitte (Fig. 11) überzeugt man sich

ferner, dass die Geschlechtszellen an manchen Stellen des Genitalbandes fehlen. Dies ist regelmässig der Fall auf der Höhe einer jeden in die Intergenitaltasche vorragenden Aussackung oder Faltung, wo das Entoderm sich dem Ektoderm so sehr nähert, dass beide nur noch durch eine dünne Stützlamelle von einander getrennt werden. Auf diese Weise wird jedes Genitalband in einzelne Stücke abgetheilt, von denen ein jedes von der Höhe einer Falte bis zur Höhe der nächsten reicht.

Auf den feineren Bau eingehend besprechen wir zunächst die weiblichen Geschlechtsorgane (Taf. IX, Fig. 8). Jedes Ovarialband ist von zwei Epithelschichten bedeckt, 1) von einem ektodermalen Epithel (ek), welches der Subumbrella, genauer gesagt, dem die Intergenitaltasche begrenzenden Theil derselben angehört und aus kleinen cubischen Zellen besteht, und 2) von einem entodermalen Epithel (en), welches die Gastrogenitaltasche auskleidet und vorwiegend von hohen cylindrischen Elementen gebildet wird. Zwischen die basalen Theile der letzteren schieben sich wie fast überall im Entoderm rundliche Körper ein, die von Kling (74. p. 151) wohl mit Recht als Drüsenzellen gedeutet werden. Beide Epithelschichten werden von einander durch eine ansehnliche Gallertlage, das Stroma der Geschlechtszellen, getrennt.

Die in der Gallerte eingebetteten Haufen von dichtgedrängten Eiern und Eikeimen grenzen fast unmittelbar an das Entoderm, dagegen nie direct an das Epithel der Intergenitaltasche an; vielmehr schiebt sich eine dünne Gallertschicht dazwischen und dann noch ein Spaltraum, der Genitalsinus (si), auf den erst nach innen die Eier folgen. Der Genitalsinus, ein bisher übersehener, für das Verständniss der Geschlechtsorgane aber sehr wichtiger Bestandtheil, tritt am deutlichsten auf Querschnitten hervor, die zur Ovariallamelle genau senkrecht sind, was bei der complicirten Faltung in einer Schnittserie nur selten zutrifft. Er erstreckt sich hier so weit als die Eier reichen und besitzt — wenigstens war dies bei den von uns untersuchten, in Alkohol conservirten Thieren der Fall — ein ziemlich weites Lumen.

Wie Flächenschnitte (Fig. 11) lehren, ist nicht ein einziger Genitalsinus wie bei den Discophoren in jeder Ovariallamelle vorhanden, sondern es giebt deren eine grosse Zahl; in jeder Aussackung finden sich 5—8 Sinus, die mit einander nirgends in Verbindung stehen. Jedem derselben entspricht eine besondere Portion von Eizellen, die sich nach innen von ihm zu einem Haufen gruppiren. So wird die Ovariallamelle nicht allein in der

schon oben besprochenen Weise abgetheilt, sondern jede Abtheilung setzt sich selbst wieder aus so und so viel Eihaufen mit dem jedesmal dazu gehörenden Sinus zusammen.

Die Genitalsinus (Fig. 8 und 12) werden von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, das auf der äusseren, der Intergenitaltasche benachbarten Seite cubische Zellen aufweist, auf der inneren Seite dagegen stets flach und „endothelartig“ ist. An die Epithelzellen der inneren Seite schliessen sich an den meisten Stellen die Eihaufen unmittelbar d. h. ohne die Dazwischenkunft einer trennenden Gallertschicht an; auch in ihrer histologischen Beschaffenheit lässt sich zwischen beiden Theilen keine Grenze ziehn; vom Epithel ausgehend verfolgt man, wie die Zellen grösser werden, grössere Kerne erhalten und so mehr und mehr die Charaktere von Eizellen annehmen. Nur die nahezu reifen Eier sind abgelöst und liegen einzeln in der Gallerte, von ihr mit einer dünnen Schicht rings umgeben und durch gegenseitigen Druck polygonal abgeplattet.

Jüngere und ältere Eizellen sind zu rundlichen Gruppen vereint, die der inneren Sinuswand aufsitzen (Fig. 12). Die jüngeren bilden gewöhnlich die Axe einer Gruppe, einen Zellenstrang, der wie ein Zapfen vom Epithel des Sinus in die Gallerte gewuchert ist und rings von älteren abgelösten und einzeln in der Gallerte liegenden Eizellen umschlossen wird; oder es ist umgekehrt, die abgelösten älteren Eier finden sich in der Mitte und rings herum liegen die mit dem Epithel noch in Zusammenhang stehenden jüngeren Zellen.

An seinem der Radialtasche zugewandten Ende geht jeder Genitalsinus in einen Ausführungsgang über (Fig. 8od), der schon nach kurzem Verlauf in die Gastrogenitaltasche mündet. Die Einmündung erfolgt in dem Winkel, den die Ovariallamelle und die Scheidewand zwischen den beiden genannten Taschen mit einander bilden; ihre Stelle ist dadurch bezeichnet, dass das entodermale Epithel hier zu einer mehr oder minder deutlichen rinnenförmigen Vertiefung (Fig. 7) eingezogen ist. Trotz seiner Kürze besteht der Ausführungsgang aus zwei durch eine ringförmige Einschnürung gegen einander abgegrenzten Abschnitten. Beide Abschnitte sind von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet, das wie Querschnitte durch den Ausführgang lehren, nur ein ganz geringes Lumen im Inneren freilässt; die cylindrischen Epithelzellen sind in dem an den Sinus grenzenden Abschnitt feiner als in dem

die Verbindung mit dem Gastralepithel vermittelnden Abschnitt; jene gehen allmählig in das Epithel des Sinus über.

Dass in der That die besprochenen Canäle als Ausführgänge der Geschlechtsproducte fungiren, wurde dadurch bewiesen, dass wir in ihnen nicht selten abgelöste Eier angetroffen haben (Fig. 7 o¹). Die Eier besassen kein Keimbläschen mehr und waren mit einer Dotterhaut umgeben, so dass sie als reife Eier angesehen werden müssen; bei einem Thier waren sie nur vereinzelt, bei einem anderen in grosser Menge vorhanden; im letzteren Falle dehnten sie nicht allein den Ausführgang, sondern auch den von ihnen gleichfalls erfüllten Sinus bedeutend aus.

Im Zusammenhang mit dem Sinus erhält man die Ausführgänge gewöhnlich nur auf Querschnitten (Fig. 8). Hat man auf diese Weise einen Ausführgang zur Anschauung gebracht, so muss man erst eine Anzahl weiterer Schnitte anfertigen, ehe man auf einen neuen Canal stösst. Wenn es schon durch diese Beobachtung sicher gestellt wird, dass die Ausführgänge ebenso wenig wie die Sinus untereinander zusammen hängen, so gewinnt man noch grössere Sicherheit über diesen Punkt durch eine Serie von Flächenschnitten. Die ersten Schnitte — d. h. die Schnitte durch den nach der Schirmhöhle gewandten Abschnitt — ergeben das schon besprochene Bild: die breiten Genitalsinus auf der ektodermalen, die Eihaufen auf der entodermalen Seite. Auf den späteren Schnitten, welche den Radialtaschen sich nähern, nehmen die Sinus mehr den Charakter von Canälen an; endlich erhält man Schnitte, auf denen keine Eikeime, sondern nur die Querschnitte der Ausführgänge zu sehen sind. Diese sind zu 4—8 je nach der Zahl der Genitalsinus in einer jeden Aussackung des Ovarialbandes vorhanden. Alle die geschilderten Bilder sind in der Fig. 11, Taf. IX zu erkennen. Die linke Seite der Figur ist einem sehr frühen Schnitt, die rechte einem späteren entnommen; der spätere Schnitt hat die einzelnen Aussackungen, die ja nie vollkommen in einer Ebene liegen, auf verschiedenen Höhen durchschnitten, wesshalb an dem einen Ende nur die Ausführgänge getroffen sind, am anderen Ende dagegen noch Eihaufen und die Uebergangsstellen der Ausführgänge in die Genitalsinus.

Wenn übrigens Parallelschnitte etwas schräg gefallen sind, so kann man auch hier Präparate erhalten, auf denen mehrere Ausführgänge in ihrer ganzen Länge von ihrem Ursprung aus einem Genitalsinus bis zu ihrer Mündung in die Gastrogenitaltasche zu überblicken sind; so zeigt ein derartiges Präparat, welches in

Figur 7 dargestellt ist, zwei Ausführgänge, von denen ein jeder zugleich ein reifes Ei enthält.

Nach den mitgetheilten Beobachtungen können wir uns folgendes Bild vom Bau einer Ovariallamelle machen. Sie besteht aus zahlreichen Einzeldrüsen, die alle in der Weise neben einander gestellt sind, dass die Ausführgänge in die Gastrogenitaltasche münden da, wo diese an die Radialtasche angrenzt. Jeder Ausführgang erweitert sich vorwiegend der Breite nach zu einem Genitalsinus, dessen Epithel auf der nach dem Ektoderm schauenden Seite steril ist, während es auf der anderen Seite Zellensprossen als Anlagen der Eier treibt. Von diesen Sprossen lösen sich die einzelnen Eier ab und gerathen zunächst in die Gallerte, von hier aus bei der Reife, wahrscheinlich durch Bersten der Gallertumhüllung, in den Genitalsinus und durch den Ausführgang in die Gastrogenitaltasche.

Wie bei den Discophoren, so sind auch bei den Calycozoen die männlichen Geschlechtsorgane (Fig. 9) nach demselben Princip gebaut wie die weiblichen. Sie bestehen ebenfalls aus zahlreichen Einzeldrüsen, die mit einem kurzen von Cylinderepithel ausgekleideten Ausführungsgang in die Gastrogenitaltasche münden. Jeder Ausführungsgang (od) zerfällt durch eine ringförmige Einschnürung in zwei etwa gleich grosse Stücke, ein vorderes, welches sich mit dem Epithel der Gastrogenitaltasche verbindet, und ein hinteres, das sich zu dem Genitalsinus erweitert. Das Epithel des Sinus ist auf der äusseren Seite niedrig und abgeflacht, auf der inneren Seite dagegen (also nach dem Entoderm zu) ist es protoplasmareicher und bildet die Hodenfollikel. Die letzteren sind rundliche Zellenhaufen, untereinander von nahezu gleicher Grösse, und sitzen dem Sinus auf wie die Acini einer acinösen Drüse; bei dem von uns untersuchten geschlechtsreifen Thier enthielten sie in allen Abschnitten des Hodenbandes reife Spermatozoen (i) und nur in der Peripherie der Follikel waren noch rundliche Spermatoblasten (k) übrig. Die Spermatozoen waren zum Theil schon in den Genitalsinus übergetreten, welcher mit dem Inneren der von Spermatozoen und Spermatoblasten erfüllten Follikel in offener Communication stand. Es ist nun möglich, dass die Hodenfollikel sich vom Sinus gar nicht abschnüren, wie dies bei den Eiern der Fall ist, sondern dass sie ständig nur Aussackungen desselben sind; es ist aber auch denkbar, dass sie, anfänglich abgeschnürt, sich später beim Platzen und beim Entleeren ihres Inhalts nach dem Genitalsinus zu auf's Neue geöffnet haben.

In dem schon im Magen selbst liegenden Anfang des Hodenbandes sind die einzelnen Drüsen sehr klein, so dass dem Ausführgang nur etwa 3—5 Follikel ansitzen; weiter nach der Peripherie zu werden sie grösser und so kommen hier 10—20 Follikel auf einen Ausführgang.

Wenn wir die Resultate unserer Beobachtungen über die Calycozoen zusammenfassen und nach der Abstammung der Geschlechtsproducte fragen, so kann auch hier kein Zweifel darüber herrschen, dass dieselben aus dem Epithel des Genitalsinus abgeleitet werden müssen; weiter ist dann zu entscheiden, ob das Epithel zum Entoderm oder zum Ektoderm gerechnet werden muss. Die Verhältnisse beim fertigen Thiere sprechen zu Gunsten des ersteren; denn bei so niedrig organisirten Formen wie den Lucernarien ist es nicht wahrscheinlich, dass die Geschlechtsorgane und ihre Ausführgänge aus getrennten Anlagen entstanden sind; vielmehr lässt sich annehmen, dass beide Theile einer gemeinschaftlichen Einstülpung des Gastrogenitalepithels ihren Ursprung verdanken. Hierfür sprechen auch die Beobachtungen Kling's, auf dessen Arbeit wir sogleich noch einmal zurückkommen werden und der mit Bestimmtheit angiebt, dass die ersten Anlagen der Geschlechtsorgane bei den Lucernarien hohle Zellenstränge sind, welche sich von verschiedenen Punkten vom Gastralepithel aus in die Gallerte hinein erstrecken. Diese Darstellung passt so vollkommen zu den von uns für die geschlechtsreifen Lucernarien gefundenen Einrichtungen, dass wir an ihrer Richtigkeit nicht zweifeln, obwohl wir sie aus Mangel an jugendlichen Exemplaren nicht durch eigene Beobachtung haben bestätigen können.

In so fern bei den Lucernarien die Geschlechtsorgane dem Entoderm angehören, ergeben sich dieselben Verhältnisse, wie bei den Discophoren und Charybdeiden. Auch darin drückt sich eine Uebereinstimmung aus, dass 8 Genitalbänder oder besser gesagt 4 Paar vorhanden sind. Ein zusammengehöriges Paar wird, wie Claus gezeigt hat, von zwei Bändern zusammengesetzt, die verschiedenen Gastrogenitaltaschen, aber denselben Intergenitaltaschen angehören. Jedes solches Paar entspricht nach seiner Lagerung, über deren genauere Bestimmung bei Claus das Nähere nachzulesen ist, einem Genitalsäckchen von Pelagia und einem Lamellenpaar der Charybdeiden.

Im feineren Bau dagegen unterscheiden sich die Lucernarien sehr wesentlich von den beiden anderen Abtheilungen. Wenn bei ihnen die Eier und Spermazellen, wie bei den Discophoren, von

den Wandungen eines Genitalsinus aus entstehen und darauf in die zwischen diesem und dem Entoderm gelegene Gallerte gerathen, so ist dabei doch Folgendes zu beachten. Bei den Discophoren existirt eine bestimmte Keimzone, in welcher die jungen Geschlechtszellen angelegt werden und von der sie sich mit zunehmender Reife entfernen; bei den Lucernarien sind reife Eier und Eikeime, da letztere überall entstehen können, bunt durcheinander gemischt. Vor Allem aber ist bei den Discophoren ein einziger Genitalsinus vorhanden, der mit einem weiten Spalt in den Gastralraum mündet; bei den Lucernarien finden sich deren eine ganze Menge und ein jeder Sinus besitzt seinen besonderen Ausführungsgang.

Dieser letzterwähnte Punkt ist von ganz besonderer Wichtigkeit. Denn die Anwesenheit eines einzigen grossen Genitalsinus und die Beschaffenheit desselben erlaubt uns die Geschlechtsorgane der Discophoren auf die der Charybdeiden zurückzuführen, indem in beiden Fällen die Ovarien und Hoden blattförmig sind; bei den Lucernarien ist dies nicht möglich, da jedes Genitalband sich aus zahlreichen Einzeldrüsen zusammensetzt. Hierin spricht sich ein Unterschied aus, der uns nöthigt die Charybdeiden und Discophoren gemeinsam den Lucernarien gegenüberzustellen.

Bisher haben wir die Angaben früherer Forscher über den Bau der Lucernarien unberücksichtigt gelassen, um zum Schluss noch einmal im Zusammenhang auf sie einzugehen. Es geschah dies, weil in der Auffassung der Geschlechtsorgane zur Zeit noch erhebliche Meinungsverschiedenheiten herrschen, deren Beurtheilung eine genauere Bekanntschaft mit den Grundzügen der Organisation der Gruppe voraussetzt. Von den älteren ziemlich unvollständigen Untersuchungen können wir hierbei absehen und uns auf die neueren Arbeiten von Clark, Korotneff, Taschenberg, Claus und Kling beschränken.

Clark (55 u. 56) schreibt den Lucernarien 4 u-förmige Geschlechtsorgane zu, deren Schenkel jedesmal rechts und links von einem Septum liegen und am proximalen Ende desselben entweder zusammenhängen oder durch einen Zwischenraum getrennt werden. Die Geschlechtsorgane gehören den Radialtaschen an; bei einem Theil, den Eleutherocarpidae, finden sie sich in den Radialtaschen selbst, bei einem anderen Theile, den Cleistocarpidae, in besonderen Abschnitten, die durch Scheidewände von den Radialtaschen abgetrennt worden sind; die Abschnitte sind gleichbedeutend mit unseren Gastrogenitaltaschen; auch die Intergenitaltaschen erwähnt Clark, indem er von 4 Vertiefungen der oralen

Scheibenseite spricht, die den Regionen oberhalb der 4 Septen entsprechen[1]).

In Uebereinstimmung mit Clark verlegen Korotneff (59) und Claus (58) den Sitz der Geschlechtsorgane in die Radialtaschen; doch weicht Claus von dem amerikanischen Forscher darin ab, dass er die Gastrogenitaltaschen der Cleistocarpiden, die nach Clark Nichts sind als abgeschnürte Theile der Radialtaschen, für Aussackungen des Magens hält, wie auch wir es gethan haben; „sie seien gewissermaassen als Aushöhlungen der Schirmsubstanz von der Gastralcavität entstanden und würden von den peripherischen Radialtaschen, in deren Radien sie liegen, durch eine gemeinsame die Genitalbänder enthaltende Zwischensubstanz gesondert". Die in der subumbrellaren Wand der Radialtaschen ursprünglich lagernden Geschlechtsorgane sollen zu den Magenaussackungen erst secundär in Beziehung treten, indem sie in Folge ihres starken Wachsthums sich hervordrängten; ebenso sollen auch ihre Beziehungen zu den Vertiefungen der Subumbrella, den Intergenitaltaschen, die Claus Genitaltaschen nennt, secundärer Natur sein. In dieser Darstellung ist ein Punkt enthalten, dem wir mit Bestimmtheit widersprechen müssen, dass nämlich die Geschlechtsorgane der Cleistocarpiden von den Radial- und nicht von den Gastrogenitaltaschen aus entstehen sollen. Unser zu den Cleistocarpiden ebenfalls gehöriger Craterolophus zeigt, dass die Hoden wie Ovarien mit den Radialtaschen in keinerlei Verbindung

---

[1]) Inzwischen ist eine ausführlichere Arbeit Clark's (57) über eine eleutherocarpe Lucernaria, Haliclystus auricula, erschienen, die zu gleichen Ergebnissen geführt hat, wie die weiter unten citirte Untersuchung Korotneff's. Durch dieselbe wird es sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Geschlechtsorgane ursprünglich den Radialtaschen angehören und dass die Gastrogenitaltaschen der Cleistocarpiden nicht Ausstülpungen des Magens sind, wie wir es dargestellt haben, sondern mit Recht von Clark als abgeschnürte Theile der Radialtaschen angesehen werden. Beim Haliclystus bestehen die Geschlechtsorgane aus kleinen Säckchen, die an der subumbrellaren Wand der Radialtasche befestigt sind und in den Hohlraum der letzteren ausmünden. Jedes Säckchen entspricht offenbar einer der Drüsen, welche in grosser Zahl beim Craterolophus ein Geschlechtsband zusammensetzen und mit der Gastrogenitaltasche communiciren. In ähnlicher Weise scheint Korotneff die Verhältnisse der Cleistocarpiden auf die der Eleutherocarpiden zurückzuführen, doch sind seine in der französischen Arbeit enthaltenen Angaben nicht ausführlich genug, um ein bestimmtes Urtheil über sie zu erlauben, die in russischer Sprache veröffentlichte Abhandlung ist uns aber nicht zugängig.

stehen; zu der Annahme, dass eine solche Verbindung bestanden haben möchte und dass die vorhandenen Ausführgänge Neubildungen seien, liegt aber kein Grund vor.

Nach Korotneff und Claus entwickeln sich die Geschlechtsproducte aus dem Entoderm, doch giebt nur ersterer zum Beweise seiner Ansicht eine histologische Beschreibung, die sich auf eine eleutherocarpe Form bezieht. Rings geschlossene hohle Kapseln sollen in das Lumen der Radialtasche von der inneren Seite der subumbrellaren Wand herabhängen; sie sollen auf ihrer Oberfläche vom Epithel der Radialtasche bedeckt sein, auf dieses soll nach innen eine Gallertschicht folgen, der Hohlraum endlich wieder von einer Epithellage ausgekleidet sein, von der ein Theil zu einer dickeren Schicht rundlicher eiähnlicher Zellen modificirt die Keimzone darstellt. Der ursprünglich fehlende Ausführgang soll entstehen, indem das Binnenepithel und das Radialtaschenepithel sich mittelst Ausstülpungen vereinen, welche die Gallerte durchwachsend mit einander verschmelzen.

Die gegebene Schilderung hat zunächst wenigstens so wenig mit unseren Befunden bei den Cleistocarpiden (Craterolophus) gemein, dass wir Bedenken tragen, die eine auf die andere zurückzuführen; eine morphologische Vergleichung wird nur derjenige mit Sicherheit vornehmen können, der die Verhältnisse bei beiden Abtheilungen aus eigener Anschauung kennt.

Von den drei genannten Forschern weichen Taschenberg (92) und Kling (74) ab, indem sie die Geschlechtsorgane sich in den Wandungen besonderer Nebenräume des Magens (der Gastrogenitaltaschen) entwickeln lassen. Kling begnügt sich damit, diese auch von uns beobachtete Thatsache für sein Untersuchungsobject, den Craterolophus Thetys, nachzuweisen; Taschenberg dagegen verallgemeinert seine Resultate auf alle Lucernarien und will daher auch die von Clark gemachte Unterscheidung von Cleistocarpidae und Eleutherocarpidae nicht annehmen. Ob er hierin Recht hat, lassen wir aus Mangel eigener Untersuchungen dahingestellt, müssen jedoch zweierlei hervorheben, 1. dass Taschenberg die Clark'schen Angaben völlig missverstanden hat, wesshalb es möglich wäre, dass er dieselben auch nicht genügend geprüft hat, 2. dass ihm in der Neuzeit von Claus widersprochen worden ist, welcher in diesem Punkt ganz auf Seite von Clark ist. An der anatomischen Schilderung Taschenberg's haben wir noch auszusetzen, dass er die Selbständigkeit der Gastrogenitaltaschen als besonderer Nebenräume des Magens nicht genügend würdigt. In

dieser Hinsicht ist Kling genauer, dessen Angaben, so weit es sich um die gröberen anatomischen Verhältnisse handelt, ganz mit den unserigen übereinstimmen. Seine Namengebung ist in so fern eine andere, als er die Intergenitaltaschen „pyramidale Räume", die Gastrogenitaltaschen einfach „Magentaschen" nennt.

Taschenberg und Kling leiten beide die Sexualzellen aus dem Entoderm ab; letzterer stützt sich dabei auf entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, dass die Geschlechtsorgane nämlich vom Epithel des Magens und der Magentaschen aus als Röhren, die in die Gallerte vordringen, gebildet werden. Ersterer dagegen hat nur fertige Zustände vor Augen gehabt und liefert von denselben zum Beweise seiner Ansicht eine so unvollständige Beschreibung und Abbildung, dass es schwer fällt auf Grund derselben an einen entodermalen Ursprung der Geschlechtszellen zu glauben. Taschenberg sowohl als Kling haben den Genitalsinus und die Ausführgänge übersehen und behaupten daher beide fälschlich, dass die Geschlechtsproducte wie bei den craspedoten Medusen durch Platzen der ektodermalen Bedeckung nach aussen gelangen.

Schlussfolgerungen für das System der Coelenteraten.

Wir haben uns jetzt das nöthige Beobachtungsmaterial verschafft, um die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Coelenteratenabtheilungen im Zusammenhang erörtern zu können. Nach Ausschluss der in jeder Beziehung sehr abseits stehenden Spongien lassen sich nach der Beschaffenheit der Geschlechtsorgane zwei Gruppen einander gegenüberstellen, die wir die Entocarpen und die Ektocarpen nennen wollen. Zu jenen gehören alle Anthozoen und Acraspeden (letztere mit Einschluss der Charybdeiden und Lucernarien), zu diesen die Hydromedusen, unter denen wir auch die Siphonophoren verstehen, und die Ctenophoren. Den wichtigsten Unterschied zwischen beiden Abtheilungen finden wir darin, dass bei den Entocarpen die Geschlechtsorgane aus dem Entoderm, bei den Ektocarpen aus dem Ektoderm stammen, dass sie dementsprechend bei den ersteren im Inneren des Körpers in den Aussackungen des Gastrovascularsystems geborgen sind, bei den letzteren dagegen frei zu Tage treten. Man könnte versucht sein, die alten Bezeichnungen von Forbes „Phanerocarpae" und „Cryptocarpae" wieder zu Ehren zu bringen, allein Forbes hat dieselben gerade im umgekehrten

Sinne angewandt; seine phanerocarpen Medusen sind die entocarpen Acraspeden, seine cryptocarpen Medusen dagegen die ektocarpen Craspedoten. Daher empfiehlt es sich, die Ausdrücke Phanerocarp und Cryptocarp ganz fallen zu lassen.

Abgesehen von ihrer Entwicklungsweise unterscheiden sich die Geschlechtsorgane in den beiden Gruppen der Entocarpen und Ektocarpen noch durch zwei weitere Merkmale von geringerer Wichtigkeit. Bei allen Entocarpen liegen die reifen Geschlechtsproducte, die Eier und die Hodenfollikel, einzeln im Mesoderm, bei den Anthozoen werden sie von faserigem Bindegewebe, bei den Acraspeden von Gallertkapseln umhüllt. Dies ist bei den Ektocarpen nie der Fall; entweder verbleiben sie hier an ihrem ursprünglichen Ort im Ektoderm, oder sie rücken gemeinsam als grössere Haufen in die Tiefe, wie bei den Ctenophoren. Und ferner! in beiden Abtheilungen werden die reifen Geschlechtsproducte in ganz verschiedener Weise entleert. Bei den Entocarpen — wenigstens wissen wir es sicher von den Anthozoen und den meisten Acraspeden und können es ferner für die Lucernarien aus den mitgetheilten Befunden erschliessen — gerathen die Eier in das Gastrovascularsystem und von hier aus sofort oder nach Ablauf der ersten Entwicklungsstadien durch den Mund nach aussen; den gleichen Weg nehmen die Spermatozoen. — Bei den Ektocarpen wiederum scheinen allgemein, vielleicht mit Ausnahme der Ctenophoren, die Eier durch Platzen der ektodermalen Bedeckung frei zu werden und direct in das Wasser zu fallen.

Was nun die übrigen Organsysteme anlangt, so hat mit Recht Claus (58. p. 19) darauf hingewiesen, dass den Anthozoen und Acraspeden ein Organ gemeinsam sei, welches den übrigen Coelenteraten fehle, die Mesenterial- oder Gastralfilamente. Wir geben zu, dass die mit diesem gemeinsamen Namen bezeichneten Bildungen sehr verschieden von einander sind. Bei den Medusen sind es tentakelartige, in grosser Zahl neben einander stehende Fortsätze, bei den Anthozoen lange in ganzer Ausdehnung am freien Rand der Septen festgewachsene Fäden; jene sind daher zweckmässig Mesenterialtentakeln, diese Mesenterialfilamente zu nennen; jene sind von einem ziemlich gleichförmigen Epithel von Drüsen und anderen Zellen bekleidet, bei diesen besitzt der epitheliale Ueberzug eine complicirte Beschaffenheit. Daneben ergiebt sich aber auch mancherlei Uebereinstimmendes. Filamente und Tentakeln haben die gleiche Function, indem sie beide jedenfalls bei der Verdauung thätig sind, und auch morphologisch lässt sich ein Zusammenhang zwi-

schen ihnen herstellen, wie dies J. Müller und Claus (58) gezeigt haben. Diesen Autoren zufolge sind die Gastraltentakelchen der Medusen aus den 4 Längswülsten der Scyphistomen abzuleiten, welche den Mesenterialfilamenten der Actinien auch in ihrer Form schon mehr vergleichbar sind. In welcher Weise sie aus diesen Wülsten entstanden sein mögen, davon kann man sich nach Maassgabe des Cerianthus eine Vorstellung machen, bei dem sich die Mesenterialfilamente stellenweise ebenfalls zu einer Art von Mesenterialtentakelchen umwandeln.

Wenn wir die Mesenterialfilamente und Mesenterialtentakelchen einander homolog setzen, so können wir auch den durch ihre Anwesenheit gegebenen Charakter in die systematische Diagnose der Entocarpen aufnehmen; dieselbe würde dann folgendermaassen zu fassen sein.

Die Entocarpen sind Coelenteraten, deren Geschlechtszellen im Entoderm entstehen und bei der Reife ins Mesoderm rücken und welche mit besonderen secretorischen Apparaten, den Mesenterialfäden, ausgerüstet sind.

Die Ektocarpen würden wir dagegen charakterisiren als Coelenteraten, deren Geschlechtszellen im Ektoderm entstehen und verbleiben und bei denen die Mesenterialfäden fehlen.

Wer die betonten Unterschiede von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu beurtheilen sucht, der wird finden, dass bei den Ektocarpen das Ektoderm, bei den Entocarpen das Entoderm wegen der Mannichfaltigkeit seiner histologischen Differenzirungen in den Vordergrund tritt. In dieser Hinsicht sind die typischsten Vertreter der Entocarpen die Anthozoen mit ihrer starken entodermalen und schwachen ektodermalen Muskulatur, mit ihrer so mannichfachen Faltung und Vergrösserung der entodermalen Oberfläche und der geringen Ausbildung ektodermaler Sinnesorgane. Ihnen gegenüber stehen die Ctenophoren, bei denen umgekehrt das Entoderm ganz ausserordentlich beschränkt ist, indem sogar der wichtigste Theil der die Nahrung verdauenden Organe, der „Magen“, hier vom Ektoderm geliefert wird.

Die morphologische Verschiedenheit ist nicht ohne Einfluss auf den physiologischen Charakter beider Gruppen; hier ist es denn von Interesse zu sehen, dass, wenn wir so sagen dürfen, an Intelligenz die Ektocarpen den Entocarpen überlegen sind. Namentlich möchten wir hier noch einmal darauf hinweisen, dass die in

der anatomischen Beschaffenheit des Nervensystems und der Sinnesorgane so viel höher stehenden Craspedoten sich vor den Acraspeden auch physiologisch durch grössere Centralisation, grössere Reizbarkeit, Beweglichkeit u. s. w. auszeichnen. Wenigstens ist dies die Regel, von welcher einzelne Ausnahmen, wie die Charybdeen, allerdings namhaft gemacht werden können.

Wir verhehlen uns nicht, dass die hier in Vorschlag gebrachte Umgruppirung der Coelenteraten, indem sie gegen althergebrachte Auffassungen verstösst, vielfachen Widersprüchen begegnen wird. Auf Widerspruch stossen wird namentlich die Auflösung der Medusenabtheilung in zwei Gruppen, die mit einander zunächst gar Nichts zu thun haben würden, die entocarpen Acraspeden und die ektocarpen Craspedoten und Siphonophoren. Gerade in den letzten Jahrzehnten war in der zoologischen Literatur die Ansicht vorherrschend, dass der Gegensatz beider Abtheilungen kein so scharfer sei und dass zwischen beiden Abtheilungen Uebergänge beständen, welche von Seiten der Craspedoten durch die Aeginiden, von Seiten der Acraspeden durch die Charybdeiden hergestellt würden. Wir selbst haben in unseren früheren Arbeiten (67. p. 156) die Frage als eine offene behandelt und uns dahin geäussert, dass man vom Bau der Sinnesorgane ausgehend an eine Verwandtschaft der Acraspeden und Trachymedusen denken könne, dass wir aber die Bedeutung der Aehnlichkeiten im Bau dieser Organe nicht überschätzen möchten, sondern es beim Stande unserer Kenntnisse für wahrscheinlicher hielten, dass sich die Craspedoten einerseits und die Acraspeden andererseits selbständig entwickelt hätten.

Wenn wir hier uns für eine Ansicht, die wir früher nur für wahrscheinlich hielten, mit aller Bestimmtheit äussern, so geschieht dies, ganz abgesehen von den schon oben erörterten, auf den Bau der Geschlechtsorgane und der Gastraltentakelchen sich beziehenden Momenten, noch aus dem Grunde, dass durch neuere Untersuchungen von Claus die Deutung der Charybdeiden als Uebergangsformen ebenso unhaltbar geworden ist, als es früher schon mit den Aeginiden der Fall war.

Erstens ist durch dieselben dargethan, dass die Charybdeiden nicht, wie früher angegeben wurde, ein Velum nach Art der Craspedoten besitzen. Ihr Velum ist vielmehr nach Claus (59) eine vom Velum der Craspedoten morphologisch verschiedene Bildung und daher besser als Pseudovelum zu bezeichnen; es nimmt in sein Inneres Ramificationen der Gefässe auf, es wird von Gallerte gestützt, die eine Fortsetzung der Schirmgallerte ist. Wie es in

allen diesen Beziehungen den Schirmlappen der Acraspeden gleicht, so muss es in der That auch aus der Verwachsung von 4 solchen Schirmlappen abgeleitet werden. Die Verwachsungsstellen sind äusserlich durch die 4 leichten Einkerbungen des Randes, im feineren Bau durch das Verhalten der Muskulatur angedeutet. Die Muskelfasern der Lappen geben nämlich ihre gewöhnliche circuläre Verlaufsrichtung an jeder Einkerbung auf und biegen in einen longitudinalen Verlauf um; sie bilden dabei eine in die Schirmhöhle einspringende Falte, welche von Claus als Frenulum bezeichnet wird. Nur am Ende der Falte, wo der Sinneskörper sitzt, ist die Verwachsung nicht vollkommen, sondern ist eine Oeffnung in der Gallerte erhalten, welche dem Ringnerven zum Durchtritt dient.

Auch der Ringnerv der Charybdeen ist dem Ringnerven der Craspedoten nicht vergleichbar, so sehr er auch an ihn erinnern mag. Letzterer ist ein Faserstrang, der am Schirmrand verläuft und durch die Stützlamelle des Velum in einen oberen und unteren Theil zerlegt wird. Beides trifft für die Charybdeiden nicht zu; denn der Nervenstrang — wir stützen uns bei dieser Erörterung nicht auf eigene Untersuchungen, sondern auf die Angaben von Claus — liegt in der Subumbrella selbst und besteht demgemäss auch nur aus Fasern, welche dem unteren Nervenring der Craspedoten gleichgesetzt werden könnten, während der obere Nervenring durchaus fehlt. Gerade der obere Nervenring scheint uns aber der charakteristischste Theil im Nervensystem der Craspedoten zu sein, da er der umbrellaren Seite des Medusenkörpers angehört, die sonst nahezu nervenlos ist. Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse für den unteren Nervenring, welcher in einer nervenreichen Gewebsschicht, der Subumbrella, liegt und sich uns als ein besonders centralisirter Theil des weit ausgebreiteten Plexus zwischen subumbrellarem Epithel und Muskulatur darstellt. Ein subumbrellarer Plexus kommt aber den Acraspeden gleichfalls zu [1]),

[1]) Wir nehmen die Gelegenheit wahr, ein Missverständniss zu corrigiren, das unsere Darstellung vom Nervensystem der Acraspeden erfahren hat, als ob wir geneigt wären, einen subumbrellaren Plexus für diese Medusen in Abrede zu stellen. In unserer Arbeit (67. p. 149) haben wir vielmehr ausdrücklich hervorgehoben, dass, wenn wir auch keine Beobachtungen über das periphere Nervensystem gesammelt hätten, wir gleichwohl nicht zweifelten, dass bei den Akraspeden ähnliche Verhältnisse wie bei den Craspedoten wiederkehren. Wenn wir ferner als das Characteristicum der Acraspeden hinstellen, dass der centrale Theil des Nervensystems von einer Anzahl getrennter Abschnitte ge-

nur dass er gewöhnlich eine mehr gleichförmige Anordnung erkennen lässt. Indessen schon die Experimente von Romanes weisen darauf hin, dass bei Aurelia wenigstens eine marginale Commissur zwischen den einzelnen Sinneskörpern in Entwicklung begriffen ist. Eine solche Commissur, nur entsprechend der grösseren Complication der Randkörper höher ausgebildet, scheint uns der untere Nervenring der Charybdeen zu sein, so dass es gar nicht nöthig ist, ihn auf den gleichnamigen Theil der Craspedoten zurückzuführen oder ihn als einen Vorläufer desselben anzusehen.

Was wir hier für das Velum und den Nervenring der Charybdeiden hervorgehoben haben, dass sie den so ähnlich beschaffenen Organen der Craspedoten analog und nicht homolog sind, dies gilt auch von den übrigen Theilen der Organisation, in denen sich bei den Charybdeiden und überhaupt bei den Acraspeden Anklänge an die Craspedoten ergeben. Wenn die Aehnlichkeiten in dem Bau sehr weitgehend und überraschend sind, so muss man im Auge behalten, dass Acraspeden und Craspedoten unter völlig gleichen Existenzbedingungen leben. Die reichliche Entwicklung der gallertigen Stützsubstanz, welche für den Habitus der Medusen so bedeutsam ist und welche auch die Anordnung des Gastrovascularsystems wesentlich beeinflusst hat, ist ein bei pelagischen Thieren häufig wiederkehrendes Merkmal. Der so auffällige Gegensatz einer activ den Körper zusammenziehenden subumbrellaren Seite und einer passiv denselben wieder dehnenden umbrellaren Seite findet sich auch sonst wieder bei dem interessanten medusenähnlichen Flagellat, Leptodiscus medusoides, welcher ein recht interessantes Beispiel convergenter Züchtung ist (68[b]).

Ferner muss in Betracht gezogen werden, dass die Ausgangsformen, aus denen beide Medusenarten sich ontogenetisch entwickeln und jedenfalls stammesgeschichtlich sich auch entwickelt haben, einander sehr ähnlich sind. Es lässt sich erweisen, dass alle übereinstimmenden Merkmale der Medusen auf die übereinstimmenden Merkmale der Polypenform zurückzuführen sind; das Gesagte gilt namentlich für die so wichtige Beschaffenheit des Gastrovascularsystems. Wie Claus (58. p. 19 u. 60. p. 29) und wir (67. p. 130 u. 68[a]. p. 62) unabhängig von einander durchgeführt haben, sind

bildet werde, die unter einander durch keine Commissuren zusammenhängen, so soll hiermit nur der Mangel eines einheitlichen Centralorgans im Vergleich zu den Craspedoten betont sein, nicht aber bestritten werden, dass die einzelnen Centren mittelst des peripheren Nervenplexus in Zusammenhang stehen.

beiderlei Medusenarten in allen ihren Theilen Nichts als in der Längsaxe verkürzte und scheibenförmig verbreiterte Polypen. Hierdurch, sowie durch die reichliche Gallertausscheidung, die mit der frei schwimmenden pelagischen Lebensweise in Zusammenhang zu bringen ist, wird der weite Magenraum des Polypen modificirt. Die dorsalen und ventralen oder besser umbrellaren und subumbrellaren Wandungen verlöthen stellenweise mit einander; so alterniren wegsame und unwegsam gewordene Partieen des ursprünglichen Magenraumes mit einander, wobei in den letzteren die frühere Existenz des von Epithelschichten ausgekleideten Hohlraums noch durch eine dünne Zellenlage, die Entodermlamelle oder die Gefässplatte, angedeutet wird. Diese unscheinbare Zellenlage verbindet die wegsam gebliebenen Partieen des Gastrovascularsystems unter einander und bildet für neu entstehende Canäle den Mutterboden.

So weit wäre der Umbildungsprocess bei Acraspeden und Craspedoten ganz gleichartig, indem er von einem gleichen Princip beherrscht wird. Dagegen ist die Art, wie er sich im Einzelnen vollzogen hat, wie sich unwegsame und wegsame Theile in den Raum theilen, durchaus verschieden. Bei den Acraspeden finden wir einen weiten Magen mit taschenförmigen Aussackungen, bei den Craspedoten, mit Ausnahme der Aeginiden, einen engen Magen und periphere Radialcanäle, die durch einen Ringcanal zusammenhängen. Diese verschiedene Durchführung eines gleichartigen Entwicklungsmodus ist aber ein Beweis, dass der letztere nur eine nothwendige Folge zweier Factoren ist, 1) der Aehnlichkeit der als Ausgangsform fungirenden Polypen und 2) der Aehnlichkeit der die Umbildung veranlassenden äusseren Einflüsse.

Gegen diese Auffassungsweise lässt sich auch nicht geltend machen, dass die Aurelien einen Ringcanal wie die Craspedoten, die Aeginiden Magentaschen wie die Acraspeden besitzen, dass bei vielen Arten der Aeginiden Ringcanal und Radialcanäle fehlen. Man sehe nur zu, wie sich in beiden Familien die Verhältnisse entwickeln und man wird finden, dass der Bau der Aeginiden nur aus dem gewöhnlichen Bau der Craspedoten erklärt werden und entstanden sein kann, und dass ebenso bei den Aurelien die (übrigens auch beim fertigen Thier nur ganz im Allgemeinen an die Craspedoten erinnernde) Anordnung der Canäle aus der Umbildung ächter Radialtaschen, wie sie für die Acraspeden charakteristisch sind, hervorgeht. Auch diese Beispiele zeigen uns, wie ähnliche Gestalten auf ganz verschiedenen Entwicklungswegen zur Ausbildung gelangen können.

Die Nothwendigkeit Acraspeden und Craspedoten zu trennen, liesse sich noch durch mancherlei weitere Betrachtungen, namentlich Betrachtungen, welche die so gänzlich verschiedene Entwicklungsweise in's Auge fassen, fester begründen; doch würde uns dies zu weit führen; auch stehen alle Momente an Bedeutsamkeit hinter dem einen Merkmal zurück, dass die Geschlechtsorgane bei den Craspedoten aus dem Ektoderm, bei den Acraspeden aus dem Entoderm stammen.

Da die Umgruppirung der Medusen der einzige Punkt ist, in welchem die vorgeschlagene Eintheilung der Zoophyten sich mit den bestehenden Anschauungen in einem lebhafteren Widerstreit befindet, so können wir uns hier auf die Erörterung desselben beschränken. Zum Schluss mögen nur einige Worte Platz finden, in welcher Weise wir uns die genetischen Beziehungen der einzelnen Coelenteratenabtheilungen zu einander vorstellen. Auch hier wieder lassen wir die Spongien als einen von den nesseltragenden Arten abseits stehenden Zweig unberücksichtigt.

Als Ausgangsform hätten wir einen Polypen etwa von der Gestalt einer Hydra zu betrachten, nur müssen wir voraussetzen, dass derselbe noch eine indifferentere Beschaffenheit besass, indem die functionelle und damit auch die histologische Verschiedenartigkeit des Ektoderms und Entoderms zum grossen Theil noch fehlte. Namentlich müssen wir voraussetzen, dass die Geschlechtsproducte in allen Abschnitten des Körpers, im Entoderm wie im Ektoderm, ihren Ursprung nehmen konnten. Dadurch, dass bei einem Theil die Entwicklung der Geschlechtsorgane auf das Entoderm, bei einem anderen auf das Ektoderm beschränkt wurde, trat eine Trennung in zwei Hauptzweige ein. Der eine Hauptzweig führte zu den Hydroidpolypen und von diesen zu den Ctenophoren, der andere Hauptzweig zu scyphistomaartigen Thieren, d. h. Thieren, welche 1. entodermale Geschlechtsorgane besassen und bei denen 2. vier longitudinale Septenanlagen ins Innere des Magenraumes hineinragten. Dieser zweite Hauptzweig spaltete sich in die beiden Classen der Anthozoen und Acraspeden.

II. Kapitel.

Die Bedeutung der Actinien für allgemeinere morphologische Fragen, für die „Blättertheorie", für die Histogenese etc. ist bis jetzt noch von keiner Seite recht gewürdigt worden. Dass ihnen aber eine solche in reichlichem Maasse zukommt, wurde uns um so mehr klar, je tiefer wir, ausgehend von denselben Gesichtspunkten, die sich uns bereits in zwei früheren Arbeiten über den Organismus der Medusen als fruchtbringend erwiesen hatten, in den elementaren Bau der histologisch so wenig erkannten Thiere eindrangen. In dem vorausgehenden speciellen Theil, welcher die Anatomie und Histologie der einzelnen Körpertheile getrennt behandelt, konnte die soeben betonte allgemeinere Bedeutung der Actinien-Organisation nicht in das rechte Licht gestellt werden. Dasselbe soll daher jetzt noch in einem besonderen Abschnitte geschehen, in welchem wir die beim Studium der Actinien gewonnenen Befunde, soweit sie für die Blättertheorie und für die Histogenese von Werth sind, nach allgemeineren Principien kurz zusammenfassen und dabei nach verschiedenen Richtungen weiter verwerthen wollen.

I. Abschnitt.

Zusammenfassung der bei dem Studium der Actinien erhaltenen histologischen Befunde.

Die Actinien sind dreischichtige Organismen, sie bestehen aus zwei Epithellamellen und einer mittleren Stützlamelle, aus dem Ekto-, Meso- und Entoderm. Wenn wir den feineren Bau dieser Schichten näher betrachten, so werden wir mit zwei Erscheinungen von grösserer morphologischer Bedeutung bekannt.

Erstens nimmt an der Organentwicklung der Actinien das Entoderm einen aussergewöhnlich grossen Antheil, wie es in gleichem Maasse bei keinem anderen Coelenteraten wiederkehrt (Taf. I, Fig. 2—4, 8—10). Nicht allein dass von diesem die Septen, Mesenterialfilamente, Acontien und Geschlechtsorgane geliefert werden, auch der grösste Theil der Körpermuskulatur und ein Theil des Nervensystems gehört ihm an. Daher die characteristische Erscheinung, dass der coelenterische Raum von geschlängelten Falten und zusammengeknäuelten Fäden dicht erfüllt ist, während sich nach Aussen nur die Tentakeln durch Ausstülpung aller drei Schichten gebildet haben. Die Organentwicklung der Ac-

tinien ist also mit einem Worte eine vorzugsweise entodermale.

Zweitens muss uns sofort die grosse Aehnlichkeit auffallen, welche zwischen den histologischen Elementen des Ektoderms und des Entoderms nachweisbar ist. Da ist keine Andeutung von dem tiefgreifenden Gegensatz, der nach der Annahme der Autoren zwischen Ektoderm und Entoderm bestehen soll und der ja auch in vielen Fällen in der That besteht; vielmehr gehen beide Schichten ohne wesentliche Veränderung ihrer histologischen Eigenschaften am unteren Rand des Schlundrohrs in einander über. Es empfiehlt sich daher bei einer einheitlichen Darstellung der Histologie der Actinien auf die übliche Eintheilung nach Ektoderm, Mesoderm und Entoderm zu verzichten und anstatt dessen die einzelnen Gewebsformen gemäss ihrer histologischen Beschaffenheit nach einander zu betrachten.

Die Epithelzellen der Actinien zeichnen sich durchweg durch ihre ausserordentliche Länge und Feinheit aus; zumal an contrahirten Theilen, an denen ihre Länge noch bedeutend zunimmt, werden sie zu ganz schmalen Fäden, die in einer Anschwellung den kleinen Kern enthalten; sie sind auf allen Punkten der Körperoberfläche mit Flimmern bedeckt. Während aber beim Cerianthus die Flimmern sowohl auf den Zellen des Ektoderms (Taf. VIII, Fig. 14) als auch des Entoderms (Taf. VIII, Fig. 5) zu Büscheln vereint aufsitzen, unterscheiden sich bei den Actinidae die ektodermalen und entodermalen Zellen, indem nur die ersteren (Taf. IV, Fig. 1—5b) mit vielen Flimmern, die letzteren (Taf. VI und Taf. VII, Fig. 7) dagegen jede mit einer einzigen langen Geissel versehen sind. Unwichtig sind die Unterschiede, die im Inhalt der Zellen zwischen Ektoderm und Entoderm hervortreten. Im Entoderm sind die Epithelzellen mit grösseren und kleineren Fettkörnchen und mit eiweissartigen Concretionen normaler Weise stark erfüllt; namentlich wird eine reiche Ansammlung von Nährstoffen im Epithel beobachtet, welches die weiblichen Geschlechtsorgane überzieht (Taf. VII, Fig. 1—13). Im Ektoderm fehlen derartige Einlagerungen und bestehen die Epithelzellen aus einer mehr rein protoplasmatischen Substanz.

Die Aufnahme fester Nahrungsstoffe findet daher hauptsächlich wenn nicht ausschliesslich vom Entoderm aus statt. Hiermit mag es auch zusammenhängen, dass in ihm allein sich die parasitischen gelben Zellen finden, welche einen nie fehlenden Bestandtheil vieler Actinienarten ausmachen (Taf. III, Fig. 5g). — Das sind

bereits alle Unterschiede, die sich zwischen den beiden Epithelblättern hervorheben lassen; in allen anderen gewebliehen Differenzirungen herrscht eine nahezu vollkommene Uebereinstimmung. Wenn wir von den indifferenten Stützzellen absehen, welche im Epithel bald spärlicher bald reichlicher vertreten mit breiter Basis auf ihrer Unterlage festsitzen, so lassen sich die verschieden functionirenden Elemente des Entoderms und Ektoderms in drei Kategorien eintheilen: 1) in Nesselzellen, 2) in Drüsenzellen, 3) in die Zellen des Nervenmuskelsystems.

1) Die Nesselzellen sind sowohl im Ektoderm als auch im Entoderm verbreitet, in ersterem sind sie am reichlichsten an den Tentakeln und Randsäckchen (Taf. II, Fig. 10 und 13 c), in letzterem an den Mesenterialfilamenten (Taf. V, Fig. 10 und 15 c) und an den Acontien (Taf. V, Fig. 11 und 12 c) angehäuft. In beiden Blättern treten sie in verschiedenen Modificationen auf. Mehrere Beobachtungen machen es uns wahrscheinlich, dass die Nesselzellen mit dem Nervensystem in Verbindung stehen, indem sie nach der Stützlamelle zu sich in feine Fibrillen verlängern (Taf. IV, Fig. 5 c).

2) Gleich den Cnidoblasten sind die Drüsenzellen auf beide Blätter und zwar in zwei verschiedenen Arten vertheilt. Die eine Zellenart besitzt einen ganz homogenen Inhalt, der von Protoplasmanetzen durchsetzt wird (Taf. III, Fig. 5—7 d^1), die andere ist mit glänzenden Körnern erfüllt, die sich in Picrinsäure, chromsaurem Kali und Carmin stark färben (Taf. III, Fig. 6—7 d^2, Fig. 14. 15). Im Ektoderm sind die Zellen entsprechend der durchschnittlich bedeutenderen Höhe des Epithels schlauchförmig, im Entoderm nähern sie sich dagegen zuweilen schon mehr der Ei- oder Kugelform. Durch fibrilläre Ausläufer an der Basis hängen sie wahrscheinlich in beiden Fällen mit dem Nervensystem zusammen. Im Entoderm beobachtet man die grösste Zahl von Drüsenzellen an dem Mittelstreifen der Mesenterialfilamente, welchem eine vorzugsweise secretorische Function zukommt (Taf. V, Fig. 10 u. 13); spärlicher finden sie sich an den übrigen Stellen, an den Septen, an der inneren Seite des Mauerblattes, der Mundscheibe und des Schlundrohrs. Im Ektoderm treten die Körnerzellen in grösseren Mengen im Bereich der Mundscheibe und des Schlundrohres (Taf. III, Fig. 6 und 7) auf; die homogenen Drüsenzellen dagegen an dem Mauerblatt (Taf. II, Fig. 5; Taf. III, Fig. 8).

3) Das grösste Interesse in histogenetischer Beziehung bietet

uns das Muskelnervensystem dar, das bei den Actinien sich im Ektoderm und Entoderm in ziemlich gleichartiger Weise entwickelt hat. Es setzt sich aus denselben 3 histologischen Elementen zusammen, die wir schon bei dem Studium der Medusen als die von Anfang an vorhandenen Grundbestandtheile des Muskelnervensystems erkannt haben. Es sind daher in ihm zu unterscheiden 1) Muskel-, 2) Sinnes- und 3) Ganglienzellen, welche durch Nervenfibrillen unter einander zu einem einheitlichen System verbunden sind.

Die Muskelzellen sind je nach den einzelnen Actinienarten und bei diesen wieder je nach der Körpergegend in vierfach verschiedener Weise differenzirt. Die ursprünglichste und einfachste Form sind die Epithelmuskelzellen, das heisst Muskelzellen, die noch an der epithelialen Begrenzung des Körpers vollständig Theil nehmen. Bei den Actinien kommt diese Form, mit Ausnahme des Rötteken'schen Ringmuskels, überall im Entoderm vor (Taf. VI, Fig. 8 u. 11). An den Septen, an der entodermalen Seite des Schlundrohrs, des Mauerblattes, der Mund- und Fussscheibe, an der Innenseite der Tentakeln lernt man bald cubische, bald cylindrische, bald fadenförmige Epithelzellen kennen, die auf ihrem peripheren Ende entweder mit vielen Flimmern (Cerianthus Taf. VIII, Fig. 5 u. 6) oder mit einer langen Geissel (Actinien) bedeckt sind und an ihrer verbreiterten Basis eine einzige glatte Muskelfaser ausgeschieden haben. Die Faser ist bei manchen Arten kurz, bei anderen aber erreicht sie eine bedeutende Länge. Als Bestandtheil des entodermalen Epithels ist auch der Körper der Epithelmuskelzelle mit Fettkörnchen und Eiweissconcretionen dicht erfüllt oder er ist bei manchen Arten durch die parasitischen gelben Zellen aufgebläht.

Echte Epithelmuskelzellen werden im Ektoderm der Actinien zwar vermisst, doch tritt uns bei Cerianthus eine zweite Form des Muskelgewebes — wir nennen sie die intraepitheliale — entgegen, welche Form sich aus der zuerst besprochenen leicht ableiten und als ein nächst höherer Entwicklungszustand beurtheilen lässt (Taf. VIII, Fig. 7). An den Tentakeln und am Mauerblatt von Cerianthus nämlich sind die nach Aussen von dem Mesoderm gelegenen glatten Muskelfasern in ihrer Mitte je mit einem langen spindelförmigen Zellenkörper versehen, der zwischen die Epithelzellen sich etwa bis zu ihrer Mitte hineinschiebt, aber an der Oberflächenbegrenzung selbst keinen Antheil mehr nimmt und an seiner Peripherie auch keine Flimmern mehr trägt. Die Mus-

kelzellen sind daher halb aus dem ektodermalen Epithel ausgeschieden, halb gehören sie demselben noch an. Dadurch vermitteln sie einen Uebergang zwischen echten Epithelmuskelzellen und einer dritten Form des Muskelgewebes, welche ihrer Lage nach als die subepitheliale bezeichnet werden kann.

Das subepitheliale Muskelgewebe wurde im Ektoderm aller Actinien an den Tentakeln und an der Mundscheibe beobachtet. Hier sind die Muskelfasern lange, schmale Bänder, die auf ihrer nach dem Epithel gewandten Seite eine dünne Lage von Protoplasma und in dieser einen Kern besitzen (Taf V, Fig. 7). Das Muskelkörperchen, wie wir das Protoplasma plus Kern benennen können, entspricht dem Körper einer Epithelmuskelzelle und ist durch allmähliche Verkürzung und Ausscheidung aus dem Epithel entstanden zu denken.

Die vierte Form ist das mesodermale Muskelgewebe. Die einzelnen Elemente sind auch hier Fasern mit Protoplasma und Kern, sie liegen aber nicht einzeln neben einander im Mesoderm, wie die subepithelialen Fasern im Ektoderm, sondern sind zu Bündeln vereint, deren Peripherie von den Muskelfibrillen, deren Axe von den dazu gehörigen Kernen und Protoplasma, den Muskelkörperchen, eingenommen wird (Taf. II, Fig. 11 u. 12). Jedes Bündel ist von mesodermalem Bindegewebe umhüllt. Hier liegt somit eine ähnliche Bildung wie bei höheren Thieren vor, nur hat sich um das Muskelprimitivbündel noch nicht das angrenzende Bindegewebe zu einer besonderen Scheide, einem Sarcolemm, differenzirt.

Wenn wir jetzt von der Form der einzelnen Muskelzellen, die wir in vier histogenetisch wichtigen Modificationen kennen gelernt haben, zu der Anordnung derselben in Muskellagen übergehen, so finden sich auch hier wieder verschiedene Einrichtungen vor, die von einander abgeleitet und als Glieder einer continuirlichen Entwicklungsreihe dargestellt werden können. Im einfachsten Falle sind benachbarte Muskelfasern parallel zu einander in der Weise angeordnet, dass sie zwischen Epithel und Mesoderm eine zusammenhängende glatte Lage bilden (Taf. III, Fig. 2 u. 5 m). Eine derartige einfache Muskellamelle kann entweder aus Epithelmuskelzellen oder aus intraepithelialen oder aus subepithelialen Elementen bestehen; sie wurde an der entodermalen und ektodermalen Seite der Tentakeln vieler Actinien, sowie im Bereich des ganzen Entoderms bei Cerianthus und Zoanthus angetroffen. Von dieser ursprünglichen Anordnungsweise aus findet eine Weiterent-

wicklung in der Weise statt, dass sich die Muskellamelle in zahlreiche Falten legt. Die nach der freien Körperoberfläche zu entstehenden Thäler und Berge werden ausgeglichen, weil das über den Fasern liegende Epithel eine verschiedene Dicke annimmt und mit kurzen Zellen die Höhe der Falten bedeckt und mit langen Zellen die Tiefe der Thäler ausfüllt (Taf. III, Fig. 3, 17, 18 m). Ebenso passt sich das Mesoderm allen Veränderungen der Muskulatur an, dringt in die Falten hinein und dient ihnen zur Stütze. Die Untersuchung verschiedener Körpertheile und verschiedener Actinienarten hat uns mit zahlreichen Graden in der Einfaltung der Muskellamelle bekannt gemacht. Am meisten gefaltet war dieselbe bei den Actinien im Bereich des Entoderms, wie uns die Muskelfahnen an den Septen (Taf. II, Fig. 4, Taf. I, Fig. 2—4, 6, 10) und der Rötteken'schen Ringmuskel von Tealia (Taf. II, Fig. 9) lehrten. Diesen Vorkommnissen schliesst sich ferner der Ringmuskel von Anthea cereus an, welcher sehr unansehnlich ist und daher leicht übersehen werden kann, im Uebrigen aber sich wie bei Tealia dicht nach aussen von den Tentakeln (zwischen diesen und den Bourses marginales) vorfindet. Bei Cerianthus dagegen bot uns die ektodermale Muskulatur sowohl am Mauerblatt als an der Mundscheibe (Taf. VIII, Fig. 11 u. 15) interessante Beispiele dar. In allen diesen Fällen sind durch Einfaltung Muskelblätter entstanden, die sich senkrecht zur Körperoberfläche stellen, eine ansehnliche Höhe erreichen können und wie die Blätter eines Buches dicht an einander gepresst sind. Jedes Blatt erhält vom Mesoderm her eine dünne bindegewebige Stützlamelle, welche auf beiden Seiten von Muskelfasern bedeckt wird. Die Muskelblätter sind entweder einfach (Cerianthus), oder sie sind seitlich noch mit kleineren secundären Blättern besetzt (Muskelfahnen der Septen, Ringmuskel).

Durch Einfaltung einer ursprünglich einfachen Muskellamelle lässt sich ferner auch die schon besprochene Anordnungsweise der mesodermalen Muskulatur erklären. Wenn die Thäler zwischen den Falten nach Aussen durch Verwachsung der Ränder abgeschlossen werden, entstehen kreisrunde oder abgeplattete Röhren von Muskelfasern, die ringsum von der Stützsubstanz eingehüllt sind. Ihrer definitiven Lage nach müssen sie zum Mesoderm oder zu der mittleren Körperschicht gerechnet werden, mit Rücksicht auf ihre Entwicklung aber gehören sie einem der beiden Grenzblätter, dem Ektoderm oder dem Entoderm an. Bei den Actinien lernten wir im Ganzen nur 4 hierher gehörige Fälle ken-

nen, von denen indessen ein jeder etwas Besonderes darbot. Nur in einem Falle, an den Tentakeln von Tealia crassicornis (Taf. II, Fig. 12), waren die Muskeln aus dem Ektoderm entstanden, in den anderen Fällen, welche durch die Ringmuskeln von Tealia crassicornis, Actinoloba dianthus und Sagartia parasitica geliefert werden, leiteten sie ihren Ursprung vom Entoderm her. Bei Tealia crassicornis ist ein kleiner Theil der Muskulatur durch Abschnürung in das Mesoderm übergetreten (Taf. II, Fig. 9), bei Actinoloba dianthus der gesammte Ringmuskel (Fig. 11). Das Letztere gilt auch von Sagartia parasitica, auf welche wir genauer eingehen wollen, da wir sie im speziellen Theil nicht berücksichtigt haben.

Der Ringmuskel von Sagartia parasitica liegt in der Stützlamelle des Mauerblattes da, wo dieselbe sich in die Mundscheibe fortsetzt, also unmittelbar nach aussen von den Tentakeln. Trotz seiner Mächtigkeit veranlasst er keinen Wulst, wie es bei Tealia und Actinoloba der Fall ist, weil er in der Stützlamelle ganz vergraben liegt und weil diese, bei Sagartia parasitica schon an und für sich sehr stark, am oberen Ende des Thieres allmählig an Dicke zunimmt. Die verborgene Lage bringt es mit sich, dass der Muskel von conservirenden Reagentien nur schwer erreicht und daher durch Quellung häufig so sehr verändert wird, dass man die Muskelfibrillen nicht mehr erkennen kann.

Der Muskel ist sowohl vom Entoderm als vom Ektoderm durch eine breite Schicht von Bindesubstanz getrennt; er ist somit von seinem Mutterboden, dem Entoderm, so vollständig losgelöst, dass nur die Vergleichung mit den übrigen Actinien noch seinen entodermalen Ursprung errathen lässt.

Schon bei der Betrachtung mit schwachen Systemen kann man im Muskel zwei Partieen unterscheiden, von denen die eine nach dem Ektoderm, die andere nach dem Entoderm zu liegt. Die letztere ist die ansehnlichste und bildet bei grossen Thieren auf dem Querschnitt eine lange und breite Masse, die sich nach abwärts zu einem Zipfel zuspitzt; sie wird durch quer verlaufende starke Bindegewebszüge in lauter ovale oder keilförmige Stücke zerlegt. Jedes solches Stück besteht wieder aus einzelnen Muskelprimitivbündeln, die durch dünne Scheidewände gegen einander abgegrenzt werden. So entsteht ein Bild ganz ähnlich dem Bild eines quer durchschnittenen Wirbelthiermuskels. Freilich überwiegen im Muskelprimitivbündel das Protoplasma und die zugehörigen Kerne bedeutend, während die Muskelfibrillen nur eine

dünne, einschichtige, an die Bindesubstanz grenzende Lage zusammensetzen.

Die zweite Partie des Muskels unterscheidet sich dadurch, dass die Complexe von Primitivbündeln durch breitere Brücken von Bindesubstanz von einander getrennt werden; die Bindesubstanz kann sogar so sehr überwiegen, dass die Primitivbündel von einander isolirt werden und dann einzeln oder zu kleineren Gruppen vereint in der Stützlamelle geborgen sind.

Die Vergleichung von jüngeren und älteren Thieren lehrt ferner, dass der Muskel beim Wachsthum eine bedeutende Volumszunahme erfährt. Da nun die breite bindegewebige Scheidewand, welche sich zwischen die Ringfasern des Entoderms und den Muskel einschiebt, die Annahme ausschliesst, dass die Volumszunahme durch Muskelfasern bedingt werde, welche aus dem Entoderm ausscheiden und in die Tiefe rücken, so bleibt nur die zweite Annahme übrig, dass der Muskel in sich selbst wächst. Eine genauere Prüfung führt demgemäss auch zu dem Resultat, dass die Primitivbündel eine Vermehrung erfahren. Ihre Querschnitte ergeben nur zum Theil rundliche, kreisförmige oder ovale Figuren, zum Theil bilden sie vielfach eingeschnürte und gelappte Formen. Jedes Bündel wächst in derselben Weise, wie die Muskellamellen an anderen Orten des Actinienkörpers, dadurch, dass seine Oberfläche sich einfaltet. Die eingefalteten Partieen werden sich wahrscheinlich abschnüren, so dass neue Primitivbündel durch Abspaltung von vorhandenen hervorgehen. Für diesen Process spricht einmal die Analogie mit den Vorgängen, wie sie überhaupt beim Wachsthum der Muskeln im Körper der Actinien maassgebend sind, und ferner die Beobachtung, dass die an einer Stelle eingefalteten Bündel, wenn man sie in ihrem weiteren Verlauf verfolgt, in mehrere Theile sich gabeln. Man kann dies schon auf dickeren Querschnitten sehen, wenn man durch Veränderung der Einstellung sich abwechselnd tiefere und höhere Schichten zur Anschauung bringt; dann sieht man, dass Bündel in zwei oder mehrere kleinere Bündel zerfallen. Wir brauchen wohl kaum besonders hervorzuheben, wie sehr die erörterten Verhältnisse zu Gunsten der Ansicht sprechen, dass auch bei den höheren Thieren die Muskeln durch Theilung der Primitivbündel wachsen.

Ueber die Bedeutung, welche der Einfaltung und der Abschnürung der Muskulatur zukömmt, wird man keinen Augenblick zweifelhaft sein können. Durch den so klar gekennzeichneten Entwicklungsprocess, der sich in verschiedenen Modifikationen ab-

spielt, wird auf einem gegebenen Raum eine beträchtliche Zunahme der Muskelmasse ermöglicht, ohne dass in Folge derselben eine Vergrösserung der Körperoberfläche nothwendig geworden wäre. Es erfährt daher auch beim Wachsthum der Muskellamelle die darüber gelegene Epithelschicht keine Vergrösserung in der Fläche, sondern sie passt sich nur in der Form ihrer Zellen den entstehenden Niveaudifferenzen an.

Das soeben erläuterte Princip des Muskelwachsthums zeigt sich nicht allein auf die Actinien beschränkt, sondern kann in ähnlicher Weise auch sonst noch im Thierreich beobachtet werden. Coelenteraten und Würmer bieten uns Beispiele in reicher Auswahl dar. Verschiedene Grade der Einfaltung einer Muskellamelle haben wir (67 u. 68a) schon früher bei den craspedoten Medusen, bei Carmarina und bei Aequorea, und hat gleichzeitig Claus (60) bei Siphonophoren beschrieben. In's Mesoderm eingebettete Röhren von Muskelfasern kennen wir aus eigener Anschauung von den Tentakeln der Charybdeiden, an denen sie Claus (59) zuerst nachgewiesen hat; wir kennen sie ferner von den Lucernarien, von denen sie Kling (74) und Taschenberg (92) abgebildet haben. Aehnliche Verhältnisse zeigt uns die Muskulatur der Würmer, auf welche einer von uns in einer anderen Arbeit demnächst zurückkommen wird. Alle diese Befunde lehren übereinstimmend, dass ursprünglich die Muskelfasern in der Fläche in Lamellen angeordnet sind, dass das Muskelwachsthum mit Einfaltung beginnt und seinen Abschluss dadurch findet, dass von Bindegewebe umschlossene Muskelbündel entstehen. Die weite Verbreitung dieser in allen Einzelheiten übereinstimmenden Vorgänge deutet darauf hin, dass wir es mit einem gesetzmässigen Process von allgemeinster Bedeutung zu thun haben.

Der zweite wesentliche Bestandtheil des Nervenmuskelsystems sind die Sinneszellen, Elemente von ganz derselben Form, wie wir sie schon früher bei den Medusen nachgewiesen haben (Taf. IV, Fig. 1—4a). Es sind zarte Fäden, in denen der Kern eine kleine Anschwellung bedingt, welche an der Peripherie ein Haar tragen und an der Basis gewöhnlich in zwei feine Nervenfibrillen übergehen, die ihrerseits noch weitere Ausläufer abgeben können. Ueberall am Actinienkörper stimmen sie in ihren äusseren Merkmalen überein; nirgends haben sie sich, wie es bei den Medusen allgemein der Fall ist, zu specifischen Sinnesorganen, sei es

zu Hörorganen oder zu primitiven Augen oder zu besonderen Tastapparaten, weiter entwickelt. Der hierin zu Tage tretende geringe Differenzirungsgrad findet einen weiteren Ausdruck in der gleichmässigen Verbreitung der Sinneszellen. Diese sind in beiden Körperschichten fast überall, wenn auch an einzelnen Stellen in grösserer Anzahl als an anderen, nachzuweisen. Im Ektoderm finden sie sich besonders reichlich an den Tentakeln und an der Mundscheibe, während sie am Mauerblatt und an der Fussscheibe fast ganz fehlen; im Entoderm werden sie häufiger an den Mesenterialfilamenten beobachtet, dagegen an der Innenseite der Tentakeln, an den Septen etc. nur vereinzelt.

Die Muskelzellen und Sinneszellen, gleichsam die beiden Pole des Nervenmuskelsystems, werden untereinander verbunden durch einen dritten wesentlichen Bestandtheil, durch Ganglienzellen und Nervenfibrillen. An manchen Orten bilden diese eine zusammenhängende ziemlich gleichmässig entwickelte Nervenschicht, an anderen Orten wieder erscheinen sie nur als einzelne Faserzüge, die unter einander zu einem Plexus vereinigt sind. Nervenschicht und Nervenplexus lagern überall unter dem Epithel und auf der Muskelfaserlamelle (Taf. III, Fig. 5 u. 7n) oder wo letztere fehlt (Schlundrohr (Taf. III, Fig. 6), Mauerblatt) zwischen Epithel und Mesoderm. Die Ganglienzellen (Taf. IV, Fig. 6—10) sind mit zwei, drei oder vielen Ausläufern versehen (bi-, tri- und multipolare Elemente), theils sind sie von geringer, theils von recht ansehnlicher Grösse und stellen dann in letzterem Fall nächst den Eiern die grössten Zellen im Körper der Actinien vor. Derartige Formen wurden von uns namentlich im Bereich der Mundscheibe und an denjenigen Orten im Entoderm beobachtet, wo die Muskulatur durch Einfaltung sich mächtiger entwickelt hatte.

Unter den Ganglienzellen zeichnen sich einige durch eine bemerkenswerthe Gestalt aus. Ihr Körper springt nämlich buckelförmig über die Nervenschicht hervor, ja er verlängert sich sogar manchmal noch in einen stumpfen kurzen Fortsatz, der sich zwischen die Epithelzellen hineinschiebt (Taf. III, Fig. 12, 2). Letzteres scheint uns darauf hinzudeuten, dass auch die Ganglienzellen gleich den Muskelzellen ursprünglich Bestandtheile des Epithels und von Sinneszellen nicht zu unterscheiden gewesen sind.

Wenn wir jetzt die über die Verbreitung des Nervensystems ermittelten Thatsachen zusammenfassen, so ergibt sich uns etwa folgendes Gesammtbild. Am besten entwickelt ist das Nervensystem im Bereiche der Mundscheibe, wo es am ehesten noch als

eine Art von Centralorgan bezeichnet werden kann (Taf. IV, Fig. 6 u. 7). Es stellt eine ansehnliche, zwischen dem ektodermalen Epithel und der Muskulatur gelegene Schicht dar, in welcher sich dünnere und stärkere Fibrillen nach allen Richtungen durchkreuzen und ein unentwirrbares, dichtes Flechtwerk bilden. In diesem trifft man kleinere und grössere Ganglienzellen in grosser Zahl an. Dieselben sind am reichlichsten zwischen den Tentakeln angehäuft und ferner in Streifen, die von den Basen der Tentakeln in radialer Richtung nach dem Munde hinlaufen.

An der Peripherie der Mundscheibe nimmt die peristomale Nervenschicht die Fibrillen auf, die einestheils von den Tentakeln, anderntheils von dem Mauerblatte herkommen. An den Tentakeln liegt zwischen Epithel- und Muskellamelle eine zusammenhängende, zwar dünnere, aber immerhin noch ganz ansehnliche Nervenschicht, in welcher nur wenige und kleine Ganglienzellen eingebettet sind (Taf. III, Fig. 5n). Am Mauerblatt und an der Fussscheibe dagegen nimmt die Nervenmasse, wenn wir von Cerianthus absehen, an Masse in ganz auffälliger Weise ab und wird auf einzelne unbedeutende Züge reducirt, die untereinander plexusartig verbunden sind. Bei Cerianthus ist dies nicht der Fall (Taf. VIII, Fig. 11). Im Zusammenhang mit der starken Entwicklung einer ektodermalen Muskulatur (m) am Mauerblatt ist auch die Nervenschicht (n) in derselben Stärke wie an der Mundscheibe zur Ausbildung gelangt.

Centralwärts setzt sich die peristomale Nervenschicht am Mundrand auf das Schlundrohr (Taf. III, Fig. 6 und Taf. VIII, Fig. 16) fort und erscheint hier gleichfalls als eine dichte Lage (n) von gekreuzten Fibrillen, die bei dem Mangel ektodermaler Muskelfasern unmittelbar an das Mesoderm angrenzt. Ganglienzellen werden in ihr fast ganz vermisst.

Vom unteren Rand des Schlundrohrs an beginnt der entodermale Theil des Nervensystems, in welchem wir nicht mehr ausgedehnte Schichten, sondern mehr plexusartig untereinander verbundene Züge von Nervenfibrillen antreffen. Unter diesen sind von besonderer Stärke die Stränge, welche unter dem Drüsenstreifen der Mesenterialfilamente verlaufen und bei allen vollständigen Septen mit der Nervenschicht des Schlundrohrs in unmittelbarster Verbindung stehen (Taf. V, Fig. 10. 13. 15n und Taf. VIII, Fig. 3n). Von den Mesenterialfilamenten gehen Fibrillen auch auf die Acontien über (Taf. V, Fig. 11 u. 12n). Von den eben genannten Strängen abgesehen werden die Nervenbündel des

entodermalen Plexus von einer verhältnissmässig kleinen Anzahl von Fibrillen gebildet und sind sie am ansehnlichsten noch an den Stellen, an welchen die Muskulatur am besten entwickelt ist (Taf. VI, Fig. 6 u. 7). Grössere und kleinere, bipolare und multipolare Ganglienzellen sind in den Verlauf der Bündelchen eingebettet. Auch der entodermale Plexus liegt unmittelbar der Muskellamelle auf, d. h. er windet sich zwischen den Basen der Epithelzellen hindurch, da wo sich dieselben mit den Muskelfasern verbinden.

Wie aus unserer kurzen Zusammenfassung klar hervorgeht, steht das Nervensystem bei den Actinien noch auf einer tieferen Stufe als bei den craspedoten Medusen. Denn während es sich bei diesen am Schirmrand in Form eines Stranges zu einer Art Centralorgan localisirt hat, ist es bei den Actinien noch mehr gleichmässig über die ganze Körperoberfläche und zwar sowohl im Ektoderm als auch im Entoderm verbreitet. Wir werden wohl nicht irren, wenn wir das Fehlen einer grösseren Centralisation der Nervenelemente mit der geringen Entwicklung der Sinnesorgane in einen ursächlichen Zusammenhang bringen und uns zur Begründung dieser Ansicht auf die bei den Medusen und Actinien erhaltenen Befunde stützen. Denn auch in der Entwicklung der Sinnesorgane besteht zwischen beiden Abtheilungen ein Gegensatz; bei den Actinien sind indifferente Sinneszellen ziemlich gleichmässig über die Körperoberfläche vertheilt, bei den Medusen dagegen sind sie am Schirmrand besonders reichlich angehäuft und gruppenweise zu besonderen specifischen Sinnesorganen verbunden, wodurch die Ausbildung eines Nervenrings wohl in erster Linie veranlasst worden sein mag.

Die letzten Abschnitt zusammengefassten Thatsachen über das Ner uskelsystem der Actinien bieten uns einen neuen Beweis für die Richtigkeit der Principien, die wir in unseren Medusenarbeiten (67. p. 163—174) entwickelt haben; sie zeigen uns, dass die Neuromuskeltheorie, wie sie zuerst von Kleinenberg (73) aufgestellt und von vielen Seiten mit Beifall aufgenommen wurde, nicht haltbar ist. Bei den Actinien setzt sich ja der grösste Theil der Muskulatur aus Epithelmuskelzellen, wie bei Hydra, zusammen. Jeder Anhänger der früheren Theorie, der eine solche Zelle erblickt (Taf. VI, Fig. 8a) und mit den anderweitigen histologischen Verhältnissen nicht bekannt ist, würde wohl sofort der Meinung sein, dass der Zellkörper mit der Geissel, welcher den Reiz empfängt, Sinneszelle sei, dass der Verbindungsfaden

den Nerven repräsentire, welcher den Reiz auf den contractilen basalen Zellabschnitt übertrage. Wie falsch es nun ist anzunehmen, dass alle Theile des Nervenmuskelsystems höherer Thiere in so beschaffenen Zellen vereint seien und später sich aus ihnen durch Theilung differenzirt und zu selbständigen Muskel, Sinnes- und Ganglienzellen entwickelt hätten, das ist hier klar ersichtlich, da neben den sogenannten Neuromuskelzellen bereits schon selbständige Sinnes- und Ganglienzellen und Nervenfasern bei den Actinien vorhanden sind.

Der Neuromuskeltheorie ist kürzlich ein neuer Verfechter erstanden. Professor Eimer ist in seinem 1879[1]) erschienenen Buch über die Medusen der Ansicht: dass „abgesehen von der Ein-

---

[1]) An mehreren Stellen seines Buches kömmt Herr Eimer auf uns und unsere Arbeiten in einer Weise zu sprechen, die uns zu einigen Bemerkungen nöthigt, theils zur Abwehr persönlicher Beleidigungen, theils zur Richtigstellung des Verhältnisses, in welchem unsere beiderseitigen Untersuchungen zu einander stehen.

In der Anmerkung auf Seite 93 hebt Herr Eimer die loyale Weise hervor, in welcher Romanes den von Eimer mit ihm begonnenen Prioritätsstreit behandelt hat, und äussert eine herzliche Freude darüber, „dass die in unserer Literatur nicht seltenen Beispiele entgegengesetzter Art durch Männer aufgewogen werden, welche jene Art von „Streben", die auf Kosten der Rechte Anderer Erfolg zu gewinnen sucht, verschmähen und welche an Vorarbeiten in wissenschaftlichen Fragen nicht eine wegzuräumende Concurrenz sehen im Sinne des Gewerbes!" Warum Herr Eimer es für nöthig befunden hat, seiner Freude so beredten Ausdruck zu leihen, geht aus einer zweiten Anmerkung S. 273 hervor, in welcher er uns vorwirft, dass wir uns „in der auf Seite 93 bezeichneten Weise zu seinen Arbeiten gestellt hätten". Wozu dieses Verstecken spielen! Wer Gegnern niedrige Motive vorwerfen will, möge auch den moralischen Muth besitzen, es in offener Weise zu thun! Gegenüber solchen Angriffen giebt es keine Worte der Verständigung und bedarf es keiner Worte der Vertheidigung.

Was nun ferner den von Herrn Eimer uns octroyirten Prioritätsstreit anlangt, so möge er denselben mit gleicher Geschäftigkeit fortsetzen, mit dem er ihn begonnen und bisher geführt hat. Er möge so viel er will, hervorheben, dass er „die Grundzüge der Carmarina zukommenden Einrichtungen zuerst veröffentlicht habe" und „dass andere Arbeiten (Hertwig, Boehm) eine Bestätigung (!) seiner Arbeiten geliefert hätten", wie er dies zur Genüge — wir haben nicht gezählt wie oft, es kommt aber eine erkleckliche Anzahl zusammen — in seiner neuesten Publication gethan hat. Wir begnügen uns dem gegenüber hier seine und unsere Publicationen in chronologischer Ordnung aufzuführen.

richtung des Neuromuskelsystems bei Beroë die von ihm bei den Medusen geschilderten morphologischen Thatsachen die Neuro-

1. Th. Eimer. „Ueber künstliche Theilbarkeit von Aurelia aurita und Cyanea capillata in physiologische Individuen.“ Zoologische Untersuchungen. Würzburg 1874. Heft 1.

Die kleine Schrift handelt über physiologische Experimente an Medusen, auf die in unserer Monographie Seite 125 und 134 Bezug genommen wird. Ueber morphologische Verhältnisse finden sich nur einige Sätze, die von uns Seite 118 wörtlich citirt worden sind und bestimmte Angaben nur über das Vorkommen von Nervenfasern und Ganglienzellen in der Gallerte enthalten, Angaben, welche nach der übereinstimmenden Ansicht von Claus, Schäfer und uns falsch sind.

2. Th. Eimer. Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 14. 1877. pag. 94.

Verfasser spricht hier gelegentlich von besonderen Kernformen, die in Sinneszellen und Ganglienzellen von Carmarina von ihm beobachtet worden sind.

3. Oscar und Richard Hertwig. Ueber das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI. 1877. pag. 355.

Die Schrift, welche auf 20 Seiten eine kurze Zusammenfassung unserer Resultate enthält, ist vom 14. Juli 1877 datirt, an welchem Tag sie der Redaction der Jenaischen Zeitschrift eingereicht wurde. Professor Eimer erhielt von uns, wie er selbst mittheilt, einen Separatabdruck am 10. October 1877. Das Heft der Zeitschrift wurde im November 1877 verausgabt.

4. Th. Eimer. Ueber künstliche Theilbarkeit und über das Nervensystem der Medusen. Vortrag gehalten am 21. September auf der Münchener Naturforscherversammlung. Amtlicher Bericht der fünfzigsten Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte. München 1877 pag. 182. Nochmals abgedruckt und mit einem Zusatz versehen im Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 14. 1877.

In dem vom 17. October datirten Zusatz nimmt Eimer schon auf unsere Schrift Nr. 3 Bezug und sieht in ihr eine rasche Bestätigung (!) seiner Untersuchungen, wobei er uns vorwirft, dass wir seinen Verdiensten nicht die gebührende Anerkennung gezollt hätten. Man sehe unsere Erwiderung. Monographie Seite 160.

5. Oscar und Richard Hertwig. Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, monographisch dargestellt. 1878. (Wurde Ende Februar 1878 verausgabt.)

6. Oscar und Richard Hertwig. Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878. (Im Juli verausgabt.)

In der ersten der beiden zuletzt genannten Schriften haben wir Eimer's vorläufige Mittheilung (No. 4) im Literaturverzeichniss mit aufgeführt, die Resultate dagegen nicht besprochen, weil der die Beobachtungen enthaltende Theil unserer Arbeit schon vorher in den Besitz unseres Herrn Verlegers übergegangen war. Aus Gefälligkeit

muskelhypothese zur durchaus berechtigten Theorie gestalten". Er findet keinen Widerspruch darin, dass er einen wohl

noch in einem Nachtrag auf die vorläufige Mittheilung einzugehen sahen wir uns um so weniger veranlasst, als Herr Eimer schon damals ganz unerwarteter Weise beleidigende Angriffe gegen uns richtete. In der zweiten Schrift (Nr. 6), die 5 Monate später erschienen ist, haben wir Herrn Eimer an allen den Stellen erwähnt, an denen sich unsere Arbeitsgebiete berührten. Hierüber schreibt Herr Eimer: „In der Monographie der Medusen und in der folgenden Abhandlung (der Organismus etc.) werden meine vor den ihrigen veröffentlichten Nachrichten über das Nervensystem der Medusen, trotzdem, oder weil diese mit jenen in so hohem Grade zusammenfallen, vollkommen ignorirt oder nur da angezogen, wo die Jenaer Autoren glauben, mir einen Makel anhängen zu können. Dass solches Verfahren mit der Wissenschaft nichts zu thuen hat, dass das Ignoriren meiner Untersuchungen speciell in einem Buche, welches sich Monographie des Nervensystems der Medusen nennt, und besonders unter den gegebenen Umständen nur eine Deutung zulässt, ist klar." Diese ganze Verdächtigung ist nur dadurch ermöglicht, dass Herr Eimer seinen Lesern gegenüber verschweigt, dass zwischen der Arbeit, in welcher wir ihn nicht citirt haben (Nr. 5) und der Arbeit, in welcher wir ihn citirt haben (Nr. 6), ein Zwischenraum von 5 Monaten liegt.

7. Th. Eimer. Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Obwohl dieses Werk im Buchhandel erst im Februar 1879 erschienen ist, trägt es trotzdem auf seinen Titelblättern die Jahreszahl 1878. Schon im zoologischen Anzeiger ist daher mit Recht die Jahreszahl 1878 in 1879 corrigirt worden. Herr Eimer indessen citirt noch in einer kürzlich erschienenen Arbeit Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 17. pag. 214. Anm. 2 die falsche Jahreszahl 1878.

Wir haben in dem Verzeichniss Eimer's Arbeit über Beroë nicht erwähnt. (Zoologische Studien auf Capri. I. Ueber Beroë ovatus. Ein Beitrag zur Anatomie der Rippenquallen. 1878.) Indessen gerade auf diese legt der Herr Verfasser beim Geltendmachen seiner Prioritätsansprüche ganz besonderen Werth; diese Arbeit haben wir ja nach seiner Ansicht vornehmlich in den Hintergrund drängen wollen, als „wir uns des Breiteren darüber ausliessen, welche morphologischen Erwägungen uns zur Behandlung des Themas veranlasst haben". Wir haben schon früher erklärt, „dass wir aus Eimer's Untersuchung über Beroë auch nicht irgend welche Anregung zur Bearbeitung des Nervensystems der Medusen empfangen haben", und können nur bedauern, dass Herr Eimer kein Verständniss besessen hat für die schonende Form, in welche wir, obwohl schon damals ohne jede Veranlassung in verletzender Weise angegriffen, unser Urtheil gekleidet haben. So sehen wir uns denn genöthigt zu erklären, dass wir in unseren morphologischen Vorstellungen nicht im Geringsten durch eine Arbeit beeinflusst worden sind, welche wegen des Gemisches von guten und schlechten Beobachtungen, wegen der Willkür in den

entwickelten Nervenplexus und auch ächte Neuromuskelzellen gleichzeitig in der Subumbrella der Medusen beschreibt. Wir denken, wie gesagt, anders über diesen Punkt. Nach der Theorie Kleinenberg's sind die Neuromuskelzellen Elemente, in welchen die Anlagen der Muskulatur und des Nervensystems noch vereint sind. Demnach erscheint es uns ganz selbstverständlich, dass von Neuromuskelzellen da nicht mehr die Rede sein kann, wo besondere nervöse Elemente, Sinneszellen, Nervenfasern, Ganglienzellen, nachgewiesen worden sind. Es scheint uns selbstverständlich, dass die „Neuromuskelzellen" nichts anderes als nur im Epithel gelegene Muskelzellen sind.

Es ist wohl hier der geeignetste Ort auch auf

Die Physiologie des Nervenmuskelsystems

einzugehen und das Wenige, was wir über diesen Gegenstand wissen, zusammenzustellen. Vielleicht tragen die Bemerkungen dazu bei, zu neuen Beobachtungen und Experimenten anzuregen.

Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die Fleischpolypen gegen Reize im Grossen und Ganzen äusserst empfindlich sind und auf dieselben durch energische Muskelcontraction in der lebhaftesten Weise reagiren. Wenn man zum Beispiel einen einzigen Tentakel von Sagartia parasitica berührt, so hat dies schon zur Folge, dass plötzlich nicht allein der ganze Tentakelkranz, sondern auch die Mundscheibe eingezogen wird und der Rand des Mauerblattes sich schützend über diese Theile herüberlegt. Nach kurzer Zeit werden die contrahirten Organe dann wieder langsam entfaltet. Man kann dies Experiment häufig wiederholen: Zusammenziehung und Entfaltung äussern sich immer in der gleichen Weise. Stärkeren Reizen entsprechen stärkere Contractionen. Durch äusserste Zusammenziehung der ganzen Muskulatur kann das Volum des Körpers um das 3—5fache verringert werden, indem die im Inneren enthaltene Flüssigkeit durch den Mund und die Poren der Tentakeln und des Mauerblattes entleert wird. Bei Sagartia werden dann auch aus den Cinclides die Acontien zur Vertheidigung urplötzlich nach Aussen hervorgeschnellt. Bei so starker Reizung verstreicht stets längere Zeit, ehe das Thier sich wieder ausdehnt

Deutungen und der noch grösseren Willkür in den Schlussfolgerungen uns von Anfang an als wenig Zutrauen erweckend erschienen ist. Einer späteren Abhandlung bleibe es vorbehalten zu zeigen, dass das Nervenmuskelsystem der Ctenophoren und das Nervenmuskelsystem der Medusen sehr wesentlich von einander unterschieden sind.

und die Tentakeln in normaler Weise entfaltet. Nicht minder lebhaft reagiren auch die Cerianthiden, wenn sie beunruhigt werden; schon auf eine leise Erschütterung des Wassers hin ziehen sie sich mit ihrem Tentakelkranz in den Hintergrund der im Sande verborgenen Schleimröhre zurück, um erst nach einiger Zeit wieder an die Oberfläche hervorzukommen. Dieses Zurückziehen, bemerkt Jules Haime (20. p. 348), geschieht mit der grössten Präcision und Schnelligkeit und erinnert ganz an ähnliche Handlungen höherer Thiere wie der Serpulen und Sabellen.

Wenn man bei Sagartia und Cerianthus nur partielle Contractionen einzelner Theile hervorrufen will, muss die Berührung schon sehr langsam geschehen und schwach sein. Doch kann man es erreichen, dass nur ein einziger Tentakel sich krümmt und zusammenzieht. Am besten kann man dies bei weniger empfindlichen Actinien wie den Antheen oder bei den empfindlichen Arten, wenn sie halb chloroformirt sind, beobachten. Bei Anthea zieht sich auf Berührung gewöhnlich nur der zunächst betroffene Tentakel zusammen, erst wenn man einen Tentakel quetscht, wird eine Contraction aller übrigen hervorgerufen.

Die Sensibilität ist ferner bei den Actinien nicht an allen Körperstellen gleich gross. Wie Heider (21. p. 387) ganz richtig bemerkt hat, genügt bei den Sagartien eine schwache Berührung eines Tentakels oder der Mundscheibe, um eine kräftige Contraction hervorzurufen, während das Thier gar nicht reagirt, wenn man bei klaffendem Munde vorsichtig ohne die Lippen zu berühren, mit einem Stabe in das Magenrohr, ja bis in die Körperhöhle fährt. Ebenso zeigt das Mauerblatt eine im Verhältniss zur Mundplatte geringe Sensibilität. Diese ungleiche Empfindlichkeit der Körperoberfläche stimmt auf das Beste mit den anatomischen Resultaten unserer Untersuchung, mit der Vertheilung der Sinneszellen und der Nervenschicht, überein.

Beobachtungen an Sagartia parasitica weisen deutlich darauf hin, dass den Actinien auch ein gewisses Unterscheidungsvermögen für die Qualität des Reizes, wie z. B. für die Art der Berührung, zukömmt. Bekanntlich leben die Sagartien auf den Muschelschalen angeheftet, in welche die Bernhardskrebse sich eingenistet haben, und sie lassen sich von diesen mit herumtragen. Hier ist es nun auffällig zu sehen, dass die Sagartien gegen alle Erschütterungen, die durch die Bewegungen des mit der Muschel und dem Ansiedler schwer bepackten Krebses hervorgerufen werden, gleichgültig sind. Mögen die Tentakeln an anderen

Gegenständen vorbeistreifen, es wird hierdurch keine Zusammenziehung des ganzen Tentakelkranzes hervorgerufen, während eine solche doch eintritt, wenn ein anderes Thier die Sagartia berührt.

Weiter muss hervorgehoben werden, dass die Fleischpolypen auch gegen Licht empfindlich sind; ja manche Arten wie Edwardsia, Cerianthus und Cladactis reagiren auf dasselbe in einer sehr auffälligen Weise. Die erste darauf bezügliche Beobachtung hat uns Quatrefages (35. p. 76) mitgetheilt. Wenn er plötztlich auf schön ausgedehnte Edwardsien vermittelst einer Linse concentrirtes Lampenlicht einfallen liess, zogen sie rasch ihre Tentakeln ein, aber bald entfalteten sie dieselben von Neuem. Eine noch deutlichere Wirkung beobachtete Jules Haime (20. p. 348) bei Exemplaren von Cerianthus. Wenn er dieselben directem Sonnenlicht aussetzte, erhoben sie plötzlich ihre Tentakeln und näherten sie einander, aber sie breiteten sie darauf nur sehr unvollständig wieder aus. Il était visible, fügt Jules Haime hinzu, que cette sensation les gênait, et qu'ils ne s'y accoutumaient qu'avec difficulté. J'ai eu plusieurs fois l'occasion de remarquer dans le port de Mahon que, lorsque le ciel est sans nuages, ils ne se montrent pas en plein midi, au moins pendant l'été, et restent cachés dans leurs tubes jusqu'à ce que le soleil ait perdu un peu de son éclat. Sehr empfindlich gegen Licht ist endlich auch die Cladactis Costae, eine schöne in grösseren Tiefen lebende Actinie, welche man im Aquarium zu Neapel häufiger zu beobachten Gelegenheit hat. Im Tageslicht zieht sie ihren Körper stark zusammen und erst wenn es zu dunkeln beginnt, dehnt sie sich auf das Vier- bis Fünffache aus und entfaltet ihre Tentakeln, die zuvor eingezogen waren.

Bei dem Mangel bestimmter Sehorgane müssen bei den Actinien die Sinneszellen des Ektoderms direct für Licht erregbar sein; ob diese Eigenschaft nun allen oder nur einer bestimmten Art von Sinneszellen zukommt, ist nicht zu entscheiden, da hierfür uns die histologischen Criterien fehlen.

Am Schluss des physiologischen Abschnittes weisen wir noch darauf hin, dass das Nervensystem der Fleischpolypen sich gegen Narcotica ähnlich wie bei den höheren Thieren verhält. Durch Opium und Chloroform kann die Erregbarkeit herabgesetzt und durch das letztere Mittel vorübergehend ganz aufgehoben werden. Doch zeigt sich uns in der Einwirkung der Narcotica ein Unterschied darin, dass bei den Fleischpolypen das Nervensystem auf dieselben viel langsamer als bei den höheren Thieren (von den

Würmern an) reagirt. Es mag dies mit der geringeren Entwicklung und Centralisation des Nervensystems zusammenhängen.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zu unserem Resumé zurück und fassen noch kurz die Resultate zusammen, welche wir über zwei weitere Gewebe, über die Stützsubstanz und die Geschlechtsorgane, erhalten haben. Beide gehören der mittleren Körperschicht der Actinien oder dem Mesoderm an.

4) Die Stützsubstanz ist beim Cerianthus schwach entwickelt und ist mit Ausnahme weniger Stellen (Taf. VIII, Fig. 3 u. 13) zellenfrei (Taf. VIII, Fig. 11. 15. 16 s). Bei den Actinien dagegen erreicht sie namentlich am Mauerblatt und an der Mundscheibe eine bedeutendere Stärke und ist überall reichlich mit Zellen versehen (Taf. III, Fig. 1—8 s. Taf. V, Fig. 1—3). Beim Cerianthus ist die Stützsubstanz mehr homogen, bei den Actinien fibrillär. Von welcher Schicht ihre Zellen abstammen, ob vom Ektoderm oder Entoderm, ist noch durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen aufzuklären.

5) Die Geschlechtszellen sind bei den Fleischpolypen in die mesodermale Stützsubstanz eingebettet, die Eier einzeln in besondere Kapseln, die Spermatozoen in grösserer Anzahl zu einem Hodenfollikel vereint (Taf. VII, Fig. 4—6. Taf. VIII, Fig. 1 u. 13). Ihrer Genese nach gehören sie dem Entoderm an; sie entwickeln sich nämlich aus subepithelialen Zellen des Entoderms und werden später erst von der Stützsubstanz umwachsen und von ihrem Mutterboden abgeschnürt (Taf. VII, Fig. 1—3. 8. Taf. VIII, Fig. 2).

II. Abschnitt.

Bemerkungen zur Keimblättertheorie.

1. Ueber die Benennung der Keimblätter und der Körperschichten.

In dem Gebrauch der Worte Ektoderm, Mesoderm, Entoderm, mit welchen wir bei den Actinien die verschiedenen Körperschichten benannt haben, macht sich seit einer Reihe von Jahren bei den Forschern, welche sich mit dem feineren Bau der Coelenteraten beschäftigt haben, eine Unsicherheit bemerkbar. So spricht z. B. Kowalevsky (81) in einer soeben erschienenen vorläufigen Mittheilung die Ansicht aus, dass das gallertartige Ge-

webe der Alcyoniden, welches gewöhnlich als Mesoderm bezeichnet wird, zusammen mit dem äusseren Epithel als ein stark entwickeltes Ektoderm aufzufassen sei, weil es aus dem Ektoderm der Larve entsteht. Eilhard Schulze (86. p. 293) wirft in seinen Spongienuntersuchungen die Frage auf, ob die Gewebsschicht der Spongien, in welcher die Genitalzellen sich ausbilden und stellenweise contractile Faserzellen zu finden sind, Mesoderm und ihre äussere Plattenepitheldecke Ektoderm genannt werden dürfe oder nicht? Claus (59. p. 19 Anm.) hebt in seiner Schrift über Charybdea marsupialis besonders hervor, dass, „wenn er die Bezeichnung Mesoderm hier und an anderen Orten für die Gallertsubstanz und die Stützlamelle der Coelenteraten in Anwendung bringe, er sich des Unterschiedes von dem, was man bei Würmern und höheren Thieren Mesoderm nenne, wohl bewusst sei.“ Derartige Beispiele liessen sich noch weiter leicht vermehren.

Die Unsicherheit im Gebrauch der Worte Ekto-, Meso- und Entoderm rührt erst von der Zeit her, seitdem man allgemeiner die Körperschichten ausgebildeter Thiere mit den Keimblättern der Embryonen vergleicht, und sie erklärt sich daraus, dass man Worte, die ursprünglich nur für fertige Zustände angewandt wurden, direct auf embryonale übertragen hat und umgekehrt. In dieser Hinsicht scheint uns die Geschichte der Begriffe Ektoderm, Mesoderm und Entoderm, sowie der mit ihnen jetzt identisch gewordenen Begriffe oberes, mittleres und unteres Keimblatt von Interesse zu sein; zugleich kann sie uns einen Fingerzeig geben, wie man in Zukunft wohl am besten die fraglichen Worte handhaben wird.

Wie bekannt, ist die Lehre von den Schichten oder Blättern des thierischen Körpers (die Blätter-Theorie) aus entwicklungsgeschichtlichen Studien hervorgegangen und ist zu ihrer fundamentalen Bedeutung durch die glänzenden Entdeckungen von Pander, Baer und Remak gelangt. Aus ihnen ergab sich, dass der Hühnerkeim aus Zellenschichten besteht, auf deren Umbildung sich alle einzelnen Organe des Körpers zurückführen lassen. Die Schichten, deren man auf einem bestimmten Stadium mit Remak jetzt drei annimmt, haben die verschiedensten Namen erhalten. Am gebräuchlichsten und in keiner Beziehung anfechtbar sind wohl die Ausdrücke äusseres, mittleres und unteres Keimblatt.

Eine bedeutungsvolle Erweiterung erfuhr 1849 die Blättertheorie durch Huxley (70), welcher nachwies, dass der Körper der

Coelenteraten aus zwei Schichten aufgebaut ist. Er nannte sie outer and inner membrane (foundation membranes) und verglich sie schon nach ihren physiologischen Leistungen dem serösen und mucösen Keimblatte Baer's. Allman (49. p. 368) führte bald darauf 1853 zur Bezeichnung der äusseren und inneren Zellenschicht der Coelenteraten die jetzt so viel gebrauchten Namen Ektoderm und Entoderm ein. Allmählich gewannen diese Worte in der Coelenteratenliteratur Bürgerrecht, in Kölliker's Alcyonarien (76), in Haeckels Spongien (63), in Eilh. Schulze's Cordylophora (88) und in Kleinenberg's (73) Hydra. Dies war nun aber auch die Zeit, welche in der Geschichte der Blättertheorie einen neuen bedeutsamen Wendepunkt bezeichnet. Durch die ausgedehnten Untersuchungen Kowalevsky's (80) war der Nachweis geführt worden, dass auch bei den Embryonen wirbelloser Thiere sich ebenso gut wie bei denjenigen der Wirbelthiere besondere Keimblätter unterscheiden lassen. Haeckel, mit der Entwicklung und Anatomie der Spongien beschäftigt, erkannte die hohe Tragweite aller dieser Verhältnisse und schuf, indem er den blättrigen Bau der Embryonen aller Thiere und den blättrigen Bau der Coelenteraten mit einander verglich, seine so bedeutungsvolle Gastraeatheorie (64, 65), welche den Anstoss zu zahlreichen Untersuchungen gegeben hat; er zeigte, dass der Aufbau der Thiere aus Blättern sich daraus erkläre, dass sie von einer zweiblättrigen Ausgangsform, der Gastraea, abstammen. Gleichzeitig mit Haeckel wurde auch in England Ray Lancester (82 u. 83) zu einer ähnlichen Theorie geführt, welche er in einer ideenreichen Schrift: On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals ausgeführt hat.

Von dieser Zeit an erhielten die Worte Ektoderm, Entoderm und Mesoderm eine veränderte, allgemeinere Bedeutung; indem man die Schichten der Coelenteraten und der Embryonen der höheren Thiere mit einander verglich und für homolog erklärte, wurden die Allman'schen Bezeichnungen auch auf embryonale Verhältnisse übertragen. Ektoderm, Mesoderm und Entoderm wurden in gleichem Sinne wie äusseres, mittleres und inneres Keimblatt angewandt und verschafften sich in der embryologischen Literatur sehr rasch Eingang, wie sie denn auch in der neuen Auflage von Kölliker's Entwicklungsgeschichte eingeführt sind.

So berechtigt nun auch die Vergleichung niederer Thiere mit den Entwicklungszuständen höherer Thiere an sich ist, so wenig scheint uns die Verschmelzung der Begriffe, die ursprünglich ge-

trennt entstanden waren und sich in dem einen Fall auf den Bau des fertigen Organismus, in dem anderen Fall auf den Bau des Keimes bezogen, zweckmässig gewesen zu sein. Denn sie ist eine Quelle von manchen Uebelständen geworden. Am klarsten zeigt sich uns dies an dem Worte Mesoderm. Bei den höheren Thieren bezeichnen die Embryologen als mittleres Keimblatt eine Schicht embryonaler Zellen und sie zeigen, dass bestimmte Gewebe und Organe aus dieser Schicht hervorgehen. Bei den Coelenteraten dagegen versteht man unter Mesoderm eine entwickelte Gewebsschicht zwischen innerem und äusserem Körperepithel, eine gallertige oder faserige zellenführende Bindesubstanz, in welche hie und da auch noch Muskeln, Nerven und Geschlechtsorgane eingebettet sind. Das Mesoderm wird bei den Larven nicht als eine besondere Schicht embryonaler Zellen, als ein Keimblatt, angelegt, sondern differenzirt sich allmählich und wie wir gezeigt haben, zu verschiedenen Zeiten aus dem Ektoderm und aus dem Entoderm. Wollten wir bei den höheren Thieren in derselben Weise wie bei den Coelenteraten verfahren, so müssten wir alle Organe, die sich aus dem oberen und unteren Keimblatt abschnüren und zwischen beide zu liegen kommen, zum Mesoderm rechnen, also auch das Nervensystem, einen grossen Theil der Sinnesorgane etc. Daraus geht aber hervor, dass das Mesoderm der Coelenteraten und das mittlere Keimblatt der Embryonen nicht congruente Begriffe sind, und dass man das Wort Mesoderm bei seiner Uebertragung auf die Wirbelthiere in einer principiell anderen Weise als bei den Coelenteraten gebraucht. Eine ähnliche Verschiedenheit der Auffassungsweise zeigt sich uns, wenn R. Lancester (82. p. 329) die Coelenteraten Diploblastica und Haeckel (64. p. 31) Triblasteria nennt. Ray Lancester geht davon aus, dass die Coelenteraten aus 2 embryonalen Zellenlagen (2 Keimblättern) entstehen, Haeckel dagegen fasst die 3 Schichten des fertigen Thieres in's Auge. Die Widersprüche, die sich hier in unserer Nomenclatur zeigen, hat schon Eilhard Schulze (86. p. 293) klar hervorgehoben in einer kurzen Auseinandersetzung, die wir hier wiedergeben.

Indem Eilhard Schulze die Frage aufwirft, ob man bei den Spongien von einem Mesoderm reden dürfe, macht er dies davon abhängig, „ob man den Ausdruck Mesoderm nur in dem Falle anwenden will, wenn sich eine nach beiden Seiten abgegrenzte Zellenlage schon früh, d. h. vor der Entwicklung der Gewebe und Organe, also gleichsam schon am Keime als ein beson-

deres Keimblatt anlegt, oder ob man auch dann von einem Mesoderm sprechen will, wenn eine Sonderung einer mittleren differenten Gewebsschicht von dem äusseren oder inneren epithelialen Lager erst später und ohne die Ausbildung eines eigentlichen Keimblattes erfolgt. Beispiele für den letzteren Fall haben wir auch ausserhalb der Spongiengruppe, unter den Coelenteraten z. B. bei den Medusen, wo zwischen den beiden primären Keimblättern, dem Ektoderm und Entoderm, zunächst nur eine ganz structurlose Gallerte ausgeschieden wird. Wenn später in diese Gallertmasse Zellen einwandern, so ist dadurch eine sowohl von dem äusseren Grenzzellenlager als auch von dem Epithel des Gastrovascularsystems differente Bindegewebslage entstanden. Dieselbe wird nun in der That von einigen Forschern Mesoderm genannt, während andere ihr diese Bezeichnung nicht zugestehen wollen."

„Wenn man sich an die ursprüngliche und wörtliche Bedeutung des Ausdruckes „Keimblatt" hält und darunter eine schon im Keime angelegte besondere Zellenlage versteht, so kommen allerdings den Spongien sicher nur zwei Keimblätter, Ektoderm und Entoderm zu; denn die fragliche, beim ausgebildeten Schwamme zu findende Bindegewebslage tritt jedenfalls nicht als ein besonderes Keimblatt in dem erwähnten Sinne auf."

„Hiernach scheint es mir gerathen, wenigstens den Ausdruck „mittleres Keimblatt" einstweilen nicht auf die skeletbildende Bindesubstanzschicht der Spongien anzuwenden und die Spongien mit Bezug auf die Keimblattlehre künftig nicht dreiblättrige, sondern zweiblättrige Thiere zu nennen. Dagegen erlaube ich mir für diesen und verwandte Fälle die Anzahl der differenten Gewebsschichten mit dem Ausdruck „schichtig" anzugeben. Die Spongien sind also zweiblättrige, aber dreischichtige Thiere."

„Um die wichtige Frage zu entscheiden, wie sich diese Schichten zu den secundären Keimblättern der höheren Thiere verhalten, ob sie vielleicht phylogenetisch als Vorläufer der letzteren anzusehen sind, scheinen mir einstweilen unsere Kenntnisse noch nicht auszureichen."

Eilhard Schulze hebt in den obigen Sätzen nach unserer Ansicht einen sehr richtigen Gesichtspunkt hervor, er bringt aber selbst die von ihm aufgeworfene Frage nicht zum Abschluss; in einer späteren Arbeit vermeidet er die früher von ihm selbst bei den Spongien benutzten Ausdrücke Ektoderm, Mesoderm und Entoderm und ersetzt sie lieber durch die Bezeichnungen: äussere

Zellenschicht, Bindesubstanzschicht und Kragenzellenschicht. Er verzichtet somit auf die von Allman für die Coelenteraten eingeführten Worte und überlässt sie den Embryologen.

Wie schon angedeutet wurde, ist die Verschmelzung von Begriffen, die ursprünglich in verschiedener Weise gebraucht wurden, die Quelle der hervorgehobenen Uebelstände; wir werden daher dieselben am besten auch wieder durch Einführung einer getrennten Namengebung vermeiden können, — insofern zeigt uns die Geschichte der Worte selbst den Weg zur Lösung der von Eilh. Schulze zuerst angeregten Frage an, — und so schlagen wir denn vor, die Worte Ektoderm, Mesoderm und Entoderm in ihrer ursprünglichen Bedeutung wieder für die Schichtungsverhältnisse entwickelter Thiere und ebenso die Worte oberes, mittleres und unteres Keimblatt nur für embryonale Zustände anzuwenden. Für letzteren Zweck ist auch die bei den Engländern eingeführte Nomenclatur, Epiblast, Mesoblast, Hypoblast, recht passend, doch möchte es sich empfehlen die Präposition Epi und Hypo durch Ekto und Ento zu ersetzen. Es mag an dieser Stelle hervorgehoben sein, dass Huxley in seinen Grundzügen der Anatomie der wirbellosen Thiere (72) sich der Worte in ähnlichem Sinne, wie wir es vorschlagen, bedient, ohne aber die Beweggründe näher anzugeben.

Dadurch dass wir die einzelnen Worte in einer beschränkteren Bedeutung gebrauchen, sind wir in die Lage gesetzt, die durch sie ausgedrückten Begriffe schärfer zu präcisiren, als es ohnedem möglich sein würde.

Indem wir bei den Entwicklungsformen der Thiere Keimblätter unterscheiden, wollen wir ausdrücken, dass die Zellen, bevor sich dieselben in Organe und Gewebe differenzirt haben, schon in ein bestimmtes Lageverhältniss getreten sind. Dieses Lageverhältniss ist von einer grossen Bedeutung, weil sich in ihm eine durch das ganze Thierreich wiederkehrende Gesetzmässigkeit ausspricht. Einmal leiten sich aus bestimmten Zellschichten bestimmte Organe des fertigen Thieres ab, zweitens kehren die gleichen Schichtungsverhältnisse bei den Keimen aller Thiere wieder. In den niedersten Abtheilungen sind nur 2 Schichten vorhanden, aus denen sich die Gewebe des fertigen Thieres entwickeln, bei den höheren schiebt sich zwischen beide noch eine dritte Schicht ein, von welcher dann gleichfalls bestimmte Organe ableitbar sind. Die beiden ersten Schichten sind der Ektoblast und Entoblast, die dritte zwischen ihnen erscheinende Schicht ist der Mesoblast. Wir

gebrauchen also diese Worte nur für Blätter embryonaler Zellen, die sich noch nicht in Gewebe und Organe umgewandelt haben, und wir drücken in den 3 Worten nur das Lageverhältniss dieser 3 Blätter zu einander aus.

Wir legen auf diesen letzteren Punkt besonderes Gewicht. In den Nachträgen zur Gastraeatheorie spricht Haeckel (65. p. 61—65) die Ansicht aus, dass es ein logischer Fehler sei von einem Entoblast und Ektoblast dann noch zu sprechen, wenn sich ein Mesoblast zwischen beiden gebildet habe. Der Mesoblast sei jedenfalls ein secundäres Produkt und daher ein Theil der primären Keimblätter, entweder beider oder eines von beiden. „Da nun der Theil nie gleich dem Ganzen sein könne, so höre mit der Bildung des Mesoblasts wenigstens eines der beiden primären Keimblätter — oder beide zugleich — auf, als solche zu existiren; eines oder beide sind dadurch in mehrere secundäre Keimblätter zerfallen oder gespalten.“ Haeckel bezeichnet demzufolge die Schichten des dreiblättrigen Keimes als Hautsinnesblatt, Mesoderm und Darmdrüsenblatt. Nach demselben Princip entwirft Allen Thompson (93. p. 26) folgende Tabelle, wie man die Schichten im 2, 3 und 4blättrigen Keime zu bezeichnen habe.

Primary blastoderm { Ektoderm } { Epiblast / Somatopleure / Splanchnopleure } secondary Blastoderm.
{ Mesoderm } { Hypoblast }
{ Entoderm }

Es liegt auf der Hand, dass der Einwurf Haeckel's bei unserer Definition der Keimblätter nicht zutrifft. Denn da wir nur das Lageverhältniss blattartig ausgebreiteter Zellenaggregate ausdrücken wollen, so werden wir von einem Ento- und Ektoblast auch nach dem Erscheinen einer mittleren Schicht noch sprechen können, da sie nach wie vor äusseres und inneres Blatt bleiben. Anders verhielte es sich freilich, wenn wir noch andere Eigenschaften in den obigen Worten ausdrücken wollten, wenn wir unter Ektoblast eine Einheit von Zellen verstehen würden, die einer Anzahl bestimmter Organe den Ursprung giebt. Wenn von dieser Einheit ein Theil der Zellen zur Bildung eines Mesoblasts abgegeben wird, dann freilich besitzt die ursprüngliche Zellenschicht nicht mehr ihren früheren Werth und muss einen neuen Namen erhalten. In diesem Sinne aber können die Begriffe nicht wohl angewendet werden. Denn bei consequenter Durchführung würden wir eine sehr complicirte Namengebung ohne einen entsprechenden

Gewinn erhalten; man müsste die einzelnen Blätter, wenn irgend ein Theil zu einem Organ sich ablöst, immer von Neuem wieder mit besonderen Namen belegen, man müsste z. B. auch das Hautsinnesblatt, wenn das Nervenrohr sich von ihm abgeschnürt hat, wieder umtaufen, da durch diesen Vorgang seine frühere Integrität aufgehoben worden ist.

Wie an den Keimen lassen sich auch an den entwickelten Thieren besondere Hauptschichten unterscheiden, für welche wir die von Allman eingeführten Worte Ektoderm, Mesoderm, Entoderm reservirt wissen möchten. Unter Ektoderm und Entoderm verstehen wir die äussere und innere Begrenzungsschicht des ausgebildeten Körpers, welche vom Ektoblast und Entoblast des Keimes abstammend das ursprüngliche Lageverhältniss bewahrt haben. Unter Mesoderm dagegen begreifen wir die Summe aller Gewebe und Organe, welche zwischen die beiden Begrenzungsschichten eingeschoben sind, mögen sie aus einem besonderen Mesoblast oder direct aus einem der primären Keimblätter ihren Ursprung nehmen.

Bei den Coelenteraten sind die Schichtungsverhältnisse sehr einfache. Entweder sind beim erwachsenen Thiere überhaupt nur 2 Schichten vorhanden, das Ektoderm und Entoderm, welche aus dem Ektoblast und Entoblast der Gastrula dadurch entstanden sind, dass die embryonalen Zellen sich histologisch differenzirt und bestimmte Functionen erhalten haben; oder es gesellt sich zu ihnen noch eine mittlere dritte Schicht „das Mesoderm“. Von einem solchen werden wir, wie zuerst Haeckel (64) betont hat, von dem Augenblicke an reden können, wenn sich zwischen die äussere und innere Epithelschicht eine mit Zellen versehene und daher selbständig wachsende Zwischenschicht einschiebt. Mithin werden wir auch bei den Spongien die bald faserige bald gallertige „Gewebsschicht, in welcher die Skelettheile entstehen, die Genitalzellen sich ausbilden und stellenweise sogar contractile Faserzellen zu finden sind“, Mesoderm und ihre äussere Plattenepitheldecke Ektoderm nennen. Desgleichen sind die Alcyonarien dreischichtig und kann die Angabe Kowalevsky's (81), dass aus dem Ektoblast Zellen in die Gallerte einwandern, für uns keinen Grund abgeben, die Gallerte zusammen mit dem äusseren Epithel als stark entwickeltes Ektoderm aufzufassen, sondern es muss wie bei den verwandten Actinien als Mesoderm bezeichnet werden. Die Nomenclatur Kowalevsky's consequent weiter geführt,

würde dahin treiben, da alle Bildungen in letzter Linie entweder vom äusseren oder inneren Keimblatt abstammen, überhaupt nur ein Ektoderm und Entoderm bei allen ausgebildeten Thieren anzuerkennen.

Im Vergleich zu den Coelenteraten haben sich die Schichtungsverhältnisse bei den höheren Thieren im ausgebildeten Zustande bedeutend complicirt; doch ist auch hier überall eine äussere vom Ektoblast und eine innere vom Entoblast ableitbare Begrenzungsschicht, die vielfach gefaltet und mit Aus- und Einstülpungen versehen ist, ein Ektoderm und ein Entoderm, zu unterscheiden. Zwischen beide schiebt sich eine mittlere Schicht ein, das Mesoderm, welchem die Hauptmasse der Organe und Gewebe fortan angehört. Zum Mesoderm haben wir bei den höheren Thieren zu rechnen: die Stützsubstanzen, die gesammte Muskulatur, das Nervensystem, alle Sinnesorgane mit Ausnahme derer, die der Natur ihrer Function nach auf die freie Fläche angewiesen sind, die grossen Höhlen des Körpers, die Geschlechtsorgane, Nieren etc.

Nach der von uns gegebenen Definition ist es klar, dass die Worte Ektoderm, Entoderm, Mesoderm sich mit den embryologischen Bezeichnungen, die wir in ihrer alten Bedeutung festhalten, keineswegs decken, und zwar decken sie sich deswegen nicht, weil beim erwachsenen Thier in der Regel die Beziehung der Organe zu den unterschiedenen drei Schichten eine andere ist als beim Keime. Bei letzterem sind viele Organe Bestandtheile des Ektoblasts und Entoblasts, die später, wie z. B. das Nervensystem und die Chorda, nicht mehr zum Ektoderm und Entoderm gehören. Umgekehrt umfasst das Mesoderm beim Erwachsenen viele Organe, die beim Keime niemals Theile des Mesoblasts gewesen sind. Illustriren wir diese Verhältnisse durch einige Beispiele!

Viele Coelenteraten besitzen ein Mesoderm, obwohl ihren Larven eine besondere mittlere embryonale Zellenschicht, ein Mesoblast, fehlt. Das Mesoderm entsteht bei ihnen gewöhnlich erst spät und allmählich mit dem zunehmenden Wachsthum und der dabei erfolgenden histologischen Differenzirung des Körpers. Der Hergang ist dann der, dass zwischen äusserer und innerer Zellenschicht eine Gallerte ausgeschieden wird, dass in diese von einer der beiden Begrenzungsschichten Zellen einwandern und zu Bindegewebskörperchen werden. Später können auch noch Muskelgruppen oder die Geschlechtszellen in der Weise, wie wir es für die Actinien und Medusen nachgewiesen haben, sich vom Ektoderm oder

Entoderm abschnüren und in das Mesoderm übergehen. Diese Verschiedenheit in der Schichtung der Larven und der erwachsenen Thiere kann man, wie Eilh. Schulze vorgeschlagen hat, recht passend durch die Worte „blättrig“ und „schichtig“ ausdrücken. Die Larven würde man demnach zweiblättrig oder nach der Terminologie von Ray Lancester Diploblastica, dagegen die aus ihnen entstehenden Formen dreischichtig nennen. Zwei andere Beispiele entnehmen wir den Wirbelthieren. Nach unserer Definition der Begriffe gehören beim Erwachsenen das Nervensystem und die Muskulatur zum Mesoderm, aber es nehmen beim Keime nicht beide Organe, sondern nur die Muskulatur aus dem Mesoblast ihren Ursprung, während das Nervensystem vom Ektoblast sich abschnürt. Die Chorda ist beim Erwachsenen ein mesodermales Organ, aber sie entsteht bei einem Theil der Wirbelthiere aus dem Entoblast, bei einem andern Theil aus dem Mesoblast, welcher letztere Modus wohl als abgekürzte Entwicklung (Haeckel) oder wie Ray Lancester (83) sich ausdrückt, als precocious segregation zu deuten ist.

Doch genug an diesen Beispielen, welche zur Genüge darthun, dass die Worte zur Bezeichnung der Schichtungsverhältnisse am Keim und am erwachsenen Thiere sich nicht decken. Prüfen wir jetzt vielmehr noch den einen Punkt, ob es überhaupt einen wissenschaftlichen Werth besitzt auch beim erwachsenen Thiere bestimmte Schichten mit Namen zu belegen. Wir könnten uns hier einfach auf das Bedürfniss berufen, welches unabhängig von der Keimblättertheorie für die Schichten der Coelenteraten besondere Ausdrücke in's Leben gerufen hat, indessen lässt sich auch aus allgemeineren Gesichtspunkten die Aufstellung besonderer Namen rechtfertigen. Einmal bedürfen wir derselben, wenn wir das ausgebildete Thier mit seinem Keim vergleichen und wissen wollen, wie die Blätter des letzteren in die Schichten des ersteren übergehen, aus welchen Blättern die einzelnen Organe abstammen und in welche Schichten sie definitiv zu liegen kommen. Zum Beispiel! das Centralnervensystem entsteht ontogenetisch bei den Würmern und Wirbelthieren aus dem Ektoblast, im definitiven Zustand aber bildet es bei den Wirbelthieren einen Theil des Mesoderms, bei vielen Würmern einen Theil des Ektoderms, oder mit andern Worten das in beiden Fällen dem Ektoblast entstammende Nervensystem wird hier ektodermal, dort mesodermal.

Zweitens bedürfen wir besonderer Namen, um die Schichten entwickelter Thiere untereinander zu vergleichen. Die vergleichend

anatomische Seite der Blättertheorie kömmt dadurch mehr zu ihrem Rechte. Es ist von allgemein morphologischem Werth zu wissen, wie viel Schichten bei den einzelnen Thieren entwickelt sind, welcher Schicht die einzelnen Organe angehören und in welchem Maasse jede Schicht mit verschiedenen Organen ausgestattet ist. Wenn wir von diesem Gesichtspunkt aus das Thierreich überblicken, so treten uns zwei wichtige Bildungsgesetze entgegen:

Erstens nimmt mit der Höhe der Organisation eines Thieres die Masse und die complicirtere Beschaffenheit des Mesoderms zu, während Ektoderm und Entoderm einfacher werden. Bei den Coelenteraten vollziehen die zwei primitiven Bildungsschichten des Körpers, Ektoderm und Entoderm, noch die verschiedensten Functionen des Organismus, Ernährung, Fortpflanzung, Empfindung, Bewegung etc.; bei den übrigen Thieren werden, je höher sie entwickelt sind, um so zahlreichere Functionen auf eine sich immer complicirter ausbildende mittlere Körperschicht, das Mesoderm, übertragen. Es scheiden aus den beiden Begrenzungsschichten des Körpers immer mehr Organe und Gewebe nacheinander aus und schliesslich bewahren nur noch diejenigen ihren ursprünglichen Zusammenhang, welche vermöge ihrer Function, wie die Drüsen, Geschmacks- oder Geruchsorgane etc. auf die Verbindung mit der freien Fläche des Körpers angewiesen sind. Im ganzen Thierreich sind daher auch das Ektoderm und das Entoderm der Coelenteraten — man betrachte die Actinien oder Medusen — histologisch am meisten differenzirt, während sie bei den höheren Thieren nur noch aus mehr gleichartigen Deck- und Drüsenzellen und wenigen Sinneszellen zusammengesetzt sind.

Ein zweites Bildungsgesetz zeigt uns, dass alle Organe, die bei höheren Thieren mesodermale sind, mit Ausnahme der Organe, welche, wie Blutgefässsystem, Lymphdrüsen etc. weitere Differenzirungen des Mesoderms selbst sind, bei niederen Thieren einer der beiden primitiven Bildungsschichten angehören. Ein Vergleich der verschiedenen Thierformen untereinander gibt uns daher in die Genese der Organe ebenso gut einen Einblick als das Studium irgend einer Entwicklungsgeschichte. Man überblicke nur die Ausbildung des Nervensystems, der Muskulatur und der Sinnesorgane in der Thierreihe. Bei den niedersten Thieren

ist das Nervensystem ein ektodermales, so bei den Coelenteraten, wo es sich ziemlich gleichmässig über die ganze Oberfläche verbreitet, oder bei vielen Würmern, wo es schon in Ganglien wie bei Sagitta, oder in eine Ganglienkette wie bei Tomopteris und manchen anderen Anneliden differenzirt ist; dagegen ist das Nervensystem bei allen höheren Thieren aus seinem Mutterboden ausgeschieden und mesodermal geworden. Dasselbe gilt von der Muskulatur, die bei den Coelenteraten sich noch als ein integrirender Bestandtheil des Ektoderms und Entoderms darstellt. Ein anderes Beispiel liefern die Sinnesorgane: das Auge bei den niedersten Thieren, Coelenteraten, Würmern, vielen Arthropoden und Mollusken ein modificirter Bestandtheil des Ektoderms, ist bei den höheren Thieren in's Mesoderm gerückt.

Um alle diese verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Thatsachen kurz auszudrücken, scheint sich uns die vorgeschlagene doppelte Nomenclatur am besten zu eignen. Ihren Vorzug sehen wir darin, dass nach allen Seiten eine Vergleichung der wichtigsten Schichten im thierischen Organismus durch sie erleichtert wird. Durch kurze Bezeichnungen können wir für jedes einzelne Organ seine Lage beim Erwachsenen und beim Embryo in Bezug auf die wesentlichen Bildungsschichten ausdrücken. (Ektodermales Nervensystem und Muskulatur der Medusen und Actinien, mesodermales aber ektoblastisches Nervensystem, mesodermale und mesoblastische Muskulatur der Wirbelthiere, mesodermale und mesoblastische Chorda der Vögel, mesodermale und entoblastische Chorda des Amphioxus, ektodermales Auge der Arthropoden, mesodermales ektoblastisches Auge der Wirbelthiere, ektodermale Geschlechtsorgane der Hydromedusen, mesodermale aber entoblastische Geschlechtsorgane der Actinien).

2. Die Homologie der Keimblätter und die Beziehung derselben zur Gewebebildung.

Im Vorhergehenden haben wir den Standpunkt, den wir der Blättertheorie gegenüber einnehmen, näher präcisirt, indem wir uns mit der Definition und Bedeutung der einzelnen Begriffe beschäftigten. Wir haben hierbei Ansichten unberührt gelassen, die in den letzten 10 Jahren von verschiedenen Seiten über die Bedeutung der Keimblätter ausgesprochen wurden und die unter den Biologen sich eine nicht geringe Geltung verschafft haben. Wir meinen die Ansichten über die Homologie der Keimblätter und über die Beziehung derselben zur Gewebebildung.

Ueber den ersten Punkt findet man vielfach Vorstellungen verbreitet, die bei einer unbefangenen Prüfung der Thatsachen sich als unhaltbar erweisen. Viele Forscher, indem sie eine Homologie der Keimblätter annehmen, verbinden damit zugleich auch die Hypothese, dass in den verschiedenen Thierabtheilungen physiologisch gleiche Organe aus homologen Keimblättern ihren Ursprung genommen haben müssten. E. v. Beneden (51. p. 7) in seiner bekannten Schrift: De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire stellt den Satz auf, que les mêmes systèmes organiques se développent dans les différents types d'organisation aux dépens des mêmes feuillets primitifs. Man brauche daher um den Ursprung eines Organsystems kennen zu lernen, ihn nur in diesem oder jenem Organisationstypus nachzuweisen und man könne dann den erhaltenen Resultaten eine auf das ganze Thierreich sich erstreckende Tragweite geben. Um den Ursprung der Organe aufzuklären, seien die Coelenteraten am geeignetsten, weil bei ihnen Ektoderm und Entoderm mit ihren embryonalen Characteren während der ganzen Lebensdauer persistirten und alle Organe nur eine Dependance von dem einen oder anderen Keimblatt seien.

Ganz derselben Ansicht huldigt Kleinenberg (73. p. 82—88) in seiner Hydra-arbeit. Er lässt den constanten Typus der Coelenteraten von allen höheren Thieren als Enwicklungszustand durchlaufen werden und sucht eine völlige „Wesensgleichheit" zwischen den embryonalen Schichten der Wirbelthiere und den persistenten Bildungshäuten der Coelenteraten, speciell der Hydra, durchzuführen. So vergleicht er das 1) Hornhatt, 2) Nervenblatt (als äusseres Keimblatt zusammengefasst), 3) Muskelanlage (mittleres Blatt) der Wirbelthiere der 1) Keimschale (Hornblatt), 2) Nervenzellenlage, 3) Muskellamelle der Hydra. Die Homologie des Ektoderms der erwachsenen Hydra mit dem vereinigten äusseren und mittleren Blatt der Wirbelthiere betrachtet er nur in so fern als eine incomplete, als die Epithelschicht des äusseren Blattes der ersteren im Laufe der Entwicklung verloren gehe.

Wenn man in dieser Weise die Homologie der Keimblätter auffasst, so ist man über das rechte Ziel weit hinausgegangen und man geräth mit den Thatsachen vielfach in Widerspruch. Schon die Untersuchung der Coelenteraten lehrte uns, dass bei einigen Abtheilungen Hoden und Eierstock aus dem Ektoblast, bei andern Gruppen wieder aus dem Entoblast ihren Ursprung nehmen, dass bei den craspedoten Medusen die Körpermuskulatur sich aus dem äusseren Keimblatt, bei den Anthozoen dagegen vorzugsweise aus

dem inneren Keimblatt entwickelt. Bei Cerianthus und den Actinien sahen wir sogar ektodermale und entodermale Muskulatur in einer Correlation zu einander stehen, so dass eine stärkere Ausbildung der einen eine geringere Ausbildung der anderen bedingte. Aus diesen Thatsachen geht klar hervor, dass innerhalb der einzelnen Thierabtheilungen die Keimblätter sich organologisch ungleichartig differenzirt haben.

Wird deswegen nun aber ihre Homologie aufgehoben, wie Anhänger und Gegner der Keimblättertheorie hie und da anzunehmen geneigt sind? Wir antworten mit einem entschiedenen Nein! Ektoblast und Entoblast, mögen sie auch verschiedenartige Organe entwickeln, bleiben nach wie vor im Thierreich einander homolog, insofern sie überall in gleichen Lagebeziehungen zu einander stehen, insofern sie auf eine gemeinsame Grundform, auf die beiden Bildungsschichten (Ektoderm und Entoderm) der Gastraea bezogen werden können. Bei der Feststellung dieser Homologie müssen wir nur im Auge behalten, dass die beiden Bildungsschichten der hypothetischen Urform aller Metazoen noch eine sehr indifferente Beschaffenheit besassen und wie die Keimblätter gleichsam noch aus mehr embryonalen Zellen bestanden, dass z. B. beiden noch die Fähigkeit zukam Geschlechts- und Muskelzellen hervorzubringen. Wenn wir unser Urtheil in diese Form kleiden, dann widerstreitet es der Annahme einer Homologie nicht, dass die primitiven Bildungsschichten sich innerhalb der einzelnen Abtheilungen in einer besonderen und oft sogar sehr verschiedenen Weise weiter entwickelt haben. Daraus folgt aber auch zugleich, wie ungerechtfertigt es ist, ein Resultat, das über die Genese eines Organs bei einer Thierabtheilung erhalten worden ist, sofort auf das Ganze zu verallgemeineren. Zwischen den Bildungshäuten der Coelenteraten und den primären Keimblättern der übrigen Thiere besteht nur im Allgemeinen und nicht im Einzelnen eine Homologie.

Noch viel vorsichtiger muss man mit dem Aufstellen von Homologieen beim Mesoderm und Mesoblast sein. Wenn wir nur das Mesoderm der Coelenteraten in das Auge fassen, so lässt sich hier klar zeigen, wie schon in den einzelnen Abtheilungen, bei den Spongien, den Anthozoen, den Ctenophoren die mittlere Körperschicht etwas sehr Verschiedenartiges ist, dass sie bei den einen Muskeln einschliesst, die den andern fehlen, und hier die Geschlechtszellen eingebettet enthält, dort nicht. Eine Homologie zwischen dem Mesoderm der Coelenteraten und dem Mesoblast der übrigen Thiere kommt selbstverständlich ganz in Wegfall. Uns scheint es

mit der Bildung des Mesoderms wie mit der Bildung der Sinnesorgane zu gehen. Wie die Augen in den Thierclassen sich unabhängig von einander zu wiederholten Malen entwickelt haben und trotz ihres verschiedenartigen Ursprungs doch ein ähnliches Gepräge tragen, so hat auch überall die weiter fortschreitende Differenzirung eines ursprünglich zweischichtigen Organismus mit Nothwendigkeit zur Bildung eines Mesoderms führen müssen, wie wir dies durch verschiedene Vorgänge bei Medusen und Actinien illustrirt zu haben glauben.

Mit der Frage nach der Homologie der Keimblätter hängt in gewisser Beziehung die zweite Frage zusammen, ob überall die Beziehung der beiden Blätter zu den entstehenden Geweben eine identische ist. Es ist dies ein Problem, das schon oft angeregt, aber nie ordentlich zum Austrag gebracht worden ist. Schon in seinen Icones histologicae prüfte Kölliker (77) die Möglichkeit: ob vielleicht an der Hand der Entwicklungsgeschichte sich eine gute Begrenzung der Bindesubstanz finden lasse, ob zu ihr einfach alle Gewebe zu rechnen seien, welche zwischen der äusseren und inneren Epithelialschicht des Leibes sich finden und nicht zum Muskel- und Nervengewebe zählen. Kölliker verneinte diese Möglichkeit: vom Standpunkt der Entwicklungsgeschichte sei keine kurze Definition der Bindesubstanz zu geben und lasse sich höchstens nur so viel sagen, dass die ausgebildeten Formen dieses Gewebes ohne Ausnahme aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen. Aber schon im folgenden Jahre wurde die Beziehung der Gewebe zu den Keimblättern von Neuem und in umfassenderer Weise von His (69) in seinem bekannten Programm erörtert. Hier sucht His die histologische Scheidung der drei Keimblätter als ein durchgreifendes Gesetz darzustellen. Danach liefern die beiden Grenzblätter ausser dem Nervensystem sämmtliche ächten Epithelialgebilde des Körpers mit Einschluss aller ächten Drüsenzellen, aus dem mittleren Keimblatt dagegen wird die gesammte Bindesubstanz im weitesten Sinne, d. h. Knochen, Knorpel, Zahnbein, Bindegewebe, adenoides Gewebe, das Blut selbst und das elastische Gewebe gebildet, ferner geht aus ihm die gesammte glatte und quergestreifte Muskulatur des Körpers hervor. In consequenter Durchführung seines Standpunktes unterscheidet daher auch His die Zellen, welche die Höhlungen im Mesoderm auskleiden, als unächte Epithelien oder Endothelien von den ächten Epithelien der beiden äusseren Keimblätter. Es ist dies besonders wichtig, als hier zum ersten Male der Versuch

gemacht wird, die Beziehung der Keimblätter zu den Geweben als Eintheilungsprincip für das System der Gewebe zu benutzen.

Als nun einige Jahre später die Blättertheorie auf das ganze Thierreich ausgedehnt wurde, ist ihre histologische Bedeutung sofort auch von den Zoologen in das Auge gefasst worden. Am schärfsten haben hier ihren Standpunkt Kleinenberg und v. Beneden präcisirt. „Wenn das Grundgesetz der Entwicklung feststeht, dass bei allen Thieren allein aus den primären Keimblättern der Thierkörper sich aufbaut", bemerkt Kleinenberg (73. p. 84), „so erhebt sich die weitere Frage, ob überall die Beziehung der beiden Blätter zu den entstehenden Geweben eine identische ist, ob jene Träger der wesentlichen Functionen, die Epithelien, die Muskulatur, die Nerven und das Bindegewebe mit Rücksicht auf die Keimblätter gleichen Ursprungs sind — mit einem Worte, die Frage nach der Homologie der analogen thierischen Gewebe." Gestützt auf die histologische Untersuchung von Hydra glaubt Kleinenberg nun in der That eine „Homologie der persistirenden Gewebe des Ektoderms und der analogen Gewebe des äusseren Keimblattes zu erkennen" und dargethan zu haben, dass „die Uebereinstimmung der Entwicklung der Hydra und der Wirbelthiere nicht nur bis zu den primären Keimblättern reicht, sondern dass auch die specialisirten Gewebe, die Epithelien, die Muskeln mit den dazugehörigen Nerven und die Geschlechtsorgane bei beiden mit Rücksicht auf die Keimblätter eine wesentlich gleichartige Genese haben." In demselben Sinne wie Kleinenberg glaubt v. Beneden (51. p. 7) voraussetzen zu dürfen, dass die beiden Keimblätter bei allen Metazoen denselben histogenetischen Werth besitzen.

Beide Forscher stimmen also mit His in so fern überein, als sie eine bestimmte Beziehung der Keimblätter und Gewebe zu einander annehmen; dagegen geht aus ihrer Darstellung nicht hervor, ob sie diese Beziehung auch für die Definition der einzelnen Gewebsformen zu verwerthen gedenken. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, dass man von vielen Seiten auf ein solches Ziel zustrebt. Schwalbe (90) und mit ihm wohl die grösste Mehrzahl der Histologen wollen zu den Bindesubstanzen nur solche Gewebe, welche von dem Mesoblast abstammen, gerechnet wissen. Bei der Besprechung der Tentakelaxe des Scyphistoma erwähnt Claus (58. p. 14), dass wenn Kölliker das blasige Gewebe den zelligen Bindesubstanzen subsumire, eine solche Auffassung Vieles für sich habe, wenn sie auch nicht mit den Anforderungen

der Keimblätterlehre harmonire. Am deutlichsten hat sich Semper (91. p. 16—22) in der uns beschäftigenden Frage ausgesprochen, nämlich bei einer Erörterung der histologischen Bedeutung, welche dem Cellulosemantel der Tunicaten zukömmt.

Schon vor Jahren hatte O. Hertwig (66) nachgewiesen, dass der Cellulosemantel nicht, wie früher gelehrt worden war, von den sogenannten Testazellen gebildet werde, sondern ein Ausscheidungsproduct des äusseren Epithels der Larve (also des Ektoblasts) sei, ein Ausscheidungsproduct, in welches später Epithelzellen einwandern um zu Bindegewebskörperchen zu werden. Im Hinblick auf ihre morphologischen Eigenschaften verglich er die Gewebsformen des Cellulosemantels, welche bei den verschiedenen Tunicaten sehr verschiedenartig beschaffen sind, den Bindesubstanzen höherer Thiere und folgte hierin dem Beispiel von Leydig (84. p. 24) und Eilhard Schulze (89), welche schon früher den Mantel der Tunicaten zu den Bindesubstanzen gerechnet haben. Gegen diese Ansicht hat nun vor einigen Jahren Semper (91) Einsprache erhoben. Während er auf der einen Seite die Beobachtungen über die Genese und den Bau des Mantels als richtig bestätigt, sieht er auf der anderen Seite in der Deutung des Gewebes als einer Bindesubstanz „eine ganz sonderbare morphologische Auffassung", welche er auf das Lebhafteste zu bekämpfen sucht. Semper bezeichnet als „das Princip seiner Gewebeeintheilung die Uebereinstimmung in der Entstehung aus gleichgelagerten Bildungsschichten", er will sich auf „den streng morphologischen Boden der Keimblättertheorie stellen". Den Brennpunkt der ganzen Polemik können wir somit kurz dahin verlegen, dass Semper vom Grundsatz ausgeht: Bindesubstanzen gehören zu den Geweben, die aus dem mittleren Keimblatt gebildet werden, und daher kann ein Gewebe, das aus dem Ektoblast entsteht, nicht Bindesubstanz sein. Hier liegt nun die Petitio principii offen zu Tage. Wer, wie wir, die Gewebe nach ihrer histologischen Beschaffenheit und nach ihren Functionen classificirt, wird den Cellulosemantel, wie es auch früher schon Histologen gethan haben, zu den Bindesubstanzen rechnen; wer dagegen die Entwicklung aus den Keimblättern zum obersten Princip der Eintheilung erhebt, wird unser Verfahren von seinem individuellen Standpunkt aus ungereimt finden. Gegen den von O. Hertwig eingenommenen principiellen Standpunkt, der nicht näher begründet zu werden brauchte, da er bis dahin in den Lehrbüchern der Histologie der allgemein giltige war, hätte Semper seinen

Angriff richten müssen, wenn seine Polemik nicht hätte gegenstandslos sein sollen.

Wie der geschichtliche Ueberblick zeigt, hat sich im letzten Jahrzehnt mehr und mehr die Ansicht verbreitet, dass bei der Definition der Gewebe ihre Beziehung zu den Keimblättern als das wichtigste Merkmal benutzt werden müsse. Ein Versuch aber, diese Ansicht näher zu begründen und in allen ihren Einzelheiten praktisch durchzuführen, ist bis jetzt nicht gemacht worden. Dass ein solcher Versuch überhaupt nicht consequent ausgeführt werden kann, wollen wir jetzt noch im Folgenden näher zu beweisen versuchen.

Wenn eine entwicklungsgeschichtliche Eintheilung der Gewebe möglich sein sollte, müssten zwei Bedingungen erfüllt sein. Erstens müssten in der gesammten Thierreihe, wie dies in der That auch His, Kleinenberg, v. Beneden und Andere angenommen haben, aus bestimmten Keimblättern bestimmte Gewebe entstehen oder mit andern Worten, es müsste ein besonderer histologischer Character den Keimblättern aufgeprägt sein der Art, dass die Gewebsformen des einen sich von denen des andern wesentlich unterschieden. Denn es wäre doch gar nicht zu rechtfertigen, Gewebe, die in allen Einzelheiten übereinstimmen und gleich functioniren, nur desswegen mit anderen Namen zu belegen, weil sie verschiedenen Schichten angehören. Zweitens müsste der Character der Keimblätter in allen Thierstämmen der gleiche sein, weil nur unter dieser Voraussetzung ein für das ganze Thierreich gültiges histologisches System möglich wäre. Niemand möchte wohl eine besondere Eintheilung der Gewebe für die Wirbelthiere, eine besondere für die Würmer oder Mollusken etc. vorschlagen. Allen diesen Bedingungen kann das neue histologische System, welches vielen Forschern vorschwebt, auch nicht im Entferntesten genügen; nichts ist geeigneter dies darzuthun, als eine ausgedehntere histologische Untersuchung der Coelenteraten, deren Werth für derartige Fragen Kleinenberg und v. Beneden mit Recht hervorgehoben haben.

Man nehme nur die verschiedenen Gewebe der Reihe nach durch! Ei- und Spermazellen entwickeln sich bei den Hydromedusen und Ctenophoren ektoblastisch, bei den Anthozoen, Acraspeden und Lucernarien dagegen aus dem Entoblast. Bei den Hydromedusen entstammt die gesammte Körpermuskulatur dem Ektoblast, bei den Anthozoen zum grösseren Theile dem Entoblast, und bei den Ctenophoren endlich bilden sich mesodermale Zel-

len zu Muskelfasern um. Allerdings sind Nervensystem und Sinnesorgane in der ganzen Thierreihe vorwiegend ein Entwicklungsproduct des äusseren Keimblattes, was ja erklärlich ist, da dieses den Verkehr mit der Aussenwelt vermittelt, allein auch hier ist nicht zu übersehen, dass bei den Actinien ebenso im Entoderm starke Nervenbündel und ein wohlentwickelter Nervenplexus mit Ganglienzellen vorkommen. Drüsen und Nesselzellen endlich finden sich in der äusseren und inneren Bildungsschicht der Acraspeden und Actinien in ganz identischen Formen vor. Bei letzteren ist überhaupt, wie wir gezeigt haben, Ektoderm und Entoderm in seinen histologischen Elementen nicht verschieden. Sollen wir nun, wie es consequenter Weise wohl geschehen müsste, Eier, Spermazellen, Muskeln, Nerven, Ganglien-, Drüsen- und Nesselzellen, die aus dem Ektoblast abstammen, histologisch anders bezeichnen, als solche, die aus dem Entoblast sich differenzirt haben? Was die Gruppe der Bindesubstanzen anbetrifft, so nehmen auch diese in Bezug auf die Keimblätter durchaus keine derartige Stellung ein, dass sie sich überall aus einem Mesoblast entwickelten. Auch hier müssen wir gegen das vermeintliche Gesetz Einsprache erheben, indem wir uns auf die Coelenteraten als lehrreiche Beispiele berufen. In vielen Abtheilungen, bei den Spongien, Acraspeden, Anthozoen etc. ist zwischen Ektoderm und Entoderm eine zuweilen mächtig entwickelte mittlere Schicht vorhanden, die vorzugsweise wenn nicht ausschliesslich aus Bindesubstanzen besteht. Kölliker (25) handelt im zweiten Heft seiner Icones histologicae, die sich durch die Fülle von Beobachtungen und durch treffliche allgemeine Bemerkungen auszeichnen, allein von den Geweben der Bindesubstanz der Coelenteraten und er unterscheidet bei ihnen nach Analogie mit den höheren Thieren zwischen einer zelligen, gallertigen und faserigen Bindesubstanz. Ferner hat uns Eilhard Schulze (86 und 87) ganz neuerdings mit verschiedenartig modificirten Bindesubstanzen der Spongien bekannt gemacht; er vergleicht sie theils dem gallertigen Bindegewebe, theils dem hyalinen Knorpel anderer Thiertypen und er findet keinen Grund, an einer principiellen Uebereinstimmung zu zweifeln. Wie aber entstehen die mesodermalen Bindesubstanzen der Coelenteraten? Ein Mesoblast wird in der Regel bei den meisten Larven nicht angelegt, sondern es wird im Fortgang der Entwicklung zwischen den beiden primären Bildungsschichten eine Grundsubstanz ausgeschieden und in diese wandern von einer der beiden Epithelschichten, gewöhnlich vom Ektoderm, Zellen ein und

werden zu den meist sternförmigen Bindegewebskörperchen, oder in einem andern Falle, den kürzlich Kowalevsky (81) bei Alcyonarien beobachtet hat, verdickt sich bei den Larven das Ektoderm, „wird mehrschichtig und dabei tritt zwischen den Zellen ein durchsichtiges gallertartiges Zwischengewebe auf, die Zellen verlieren ihre cylindrische Form, werden länglich, spindelförmig oder sternförmig und bilden dann mehrere Reihen von über einander liegenden Zellen, welche durch ein gallertiges Zwischengewebe getrennt sind; die am meisten nach Aussen liegenden Zellen nehmen die Form eines Pflasterepithels an.“ Bei den Coelenteraten also bilden sich die Bindesubstanzen, wie schon Kölliker und Haeckel betont haben, aus dem Epithel, hier aus dem Ektoderm, dort aus dem Entoderm. Sollen wir nun desswegen, weil sie nicht aus dem Mesoblast entstehen, alle diese Gewebe nicht mehr als Bindesubstanzen anerkennen? Man sieht, zu welchen Consequenzen die Eintheilung der Gewebe nach den Keimblättern führen würde!

Indessen prüfen wir noch weiter, ob das Princip wenigstens für die Wirbelthiere durchführbar ist, an welchen es His (69) in der citirten Arbeit zu entwickeln versucht hat. Auch dies können wir nicht einmal zugeben. Um seine Auffassungsweise möglich zu machen, hat His seiner Zeit zu einer Anzahl Prämissen seine Zuflucht nehmen müssen, er hat u. A. die Vermuthung ausgesprochen, dass die Geschlechtsorgane und Nieren aus dem Ektoblast herrühren, weil Epithelien und Drüsen dem mittleren Keimblatt fremd seien. Darauf hin hat später Waldeyer (94) in der zelligen Auskleidung der Leibeshöhle ein Keimepithel und ein Endothel unterschieden und in ersterem einen Abkömmling des Ektoblasts vermuthet. Alle diese Annahmen und Vermuthungen haben sich nicht bestätigt. Im Gegentheil, es ist jetzt sicher gestellt, dass Nieren und Geschlechtsorgane zum Mesoblast gehören und von der epithelialen das Coelom auskleidenden Zellenschicht abstammen, welche His und nach ihm so viele Andere als Endothel in einen fundamentalen Gegensatz zu dem Epithel glaubten bringen zu müssen. Auch die Chorda dorsalis will sich dem Schema nicht mehr fügen. Die Chorda, welche früher zu den Stützsubstanzen allgemein gerechnet wurde, entwickelt sich, woran nicht zu zweifeln ist, bei vielen Thieren aus dem Entoblast und nur bei einem Theil scheint sie dem Mesoblast anzugehören. Also auch für die Wirbelthiere ist ein System der Gewebe nach den Keimblättern nicht möglich.

Zu demselben Resultat sind in der Neuzeit auch Götte (62. p. 550—570) und Kölliker (78. p. 389 u. 398) gelangt. Kölliker hebt hervor, dass „die Keimblätter weder histologische noch morphologische Primitivorgane sind", „dass alle drei Keimblätter potentia die Fähigkeit zur Umbildung in alle Gewebe haben, jedoch in Folge bestimmter morphologischer Gestaltungen dieses Vermögen nicht allerwärts bethätigen"; er erblickt hierin eine Auffassung, die sich zwar seit Langem vorbereitet habe, aber doch noch nicht vollkommen zum Durchbruch gekommen sei. Götte giebt in seiner „Entwicklungsgeschichte der Unke" eine sehr ausführliche Kritik der durch Remak vorbereiteten und durch His zuerst aufgestellten Lehre von dem Causalnexus, der zwischen der Gewebebildung und der Differenzirung der Keimblätter bestehen soll. Wir stimmen seinen Ausführungen vollkommen bei, soweit er an der Hand seiner Beobachtungen die Vertheilung der Gewebe auf die Keimblätter erörtert; dagegen bekämpfen wir auf das Entschiedenste alle hieran sich reihenden Schlussfolgerungen über die Ursachen der Gewebebildung und über das Wechselverhältniss zwischen histologischer und morphologischer Differenzirung.

Nach Götte ist die morphologische Differenzirung das Primäre; zuerst entstehen die Zellenmassen der Organe und daraufhin differenziren sie sich zu den Geweben; „die histologisch physiologische Ausbildung der Einzeltheile ist nur der endliche Ausfluss der morphologischen Entwicklung" (62. p. 569), mit ihr wird sogar die weitere Entwicklung sistirt; denn „die histologische Differenzirung schliesst die morphologische Entwicklung ab" (p. 595); je früher sie im Entwicklungsleben eintritt, um so niedriger ist die Organisationsstufe des fertigen Thieres.

Alle diese Sätze sind beim Studium der Ontogenese gewonnen worden und würden von keiner allgemeinen Bedeutung sein, wenn sie als das hingestellt würden, was sie allein sein können: der Ausdruck beobachteter Thatsachen. Sie würden auch dann nur sehr bedingte Giltigkeit besitzen. Richtig an ihnen ist nur die Behauptung, dass in der embryonalen Entwicklung die Zellenmassen der Organe früher abgegrenzt sind, als die Zellen einen bestimmten histologischen Charakter angenommen haben; dagegen ist es nicht wahr, dass mit der geweblichen Differenzirung die Entwicklung ihren Abschluss gefunden hat. Denn auch die Gewebe des scheinbar fertigen Organismus verändern sich, bilden sich zurück und vervollkommnen sich, je nachdem sie durch die Existenzbedingun-

gen des Gesammtorganismus in Function erhalten werden oder nicht.

Indessen Götte misst den Ergebnissen seiner Beobachtungen erklärenden Werth bei. Weil die Organe früher abgegliedert, als histologisch differenzirt sind, desshalb „finden die Gewebsentwicklung und die sich weiter daraus ergebenden physiologischen Folgen für das Leben des ganzen Individuums ihre Ursachen nothwendig und ausschliesslich in ihren unmittelbaren morphologischen Grundlagen“ (p. 569); „die activen oder Bewegungsursachen der Histogenese sind natürlich die in jeder Embryonalzelle sich entwickelnden, anfangs überall gleichen physiologischen Vorgänge, deren Massenwirkungen zuerst in der morphologischen Entwicklung zu Tage treten, in der Folge aber sich in die einzelnen histologischen Erscheinungen auflösen. Die Bedingungsursachen dagegen, welche jenen Bewegungen Form und Ziel vorschreiben und dadurch eben allein die histologischen Unterschiede begründen, sind nun in den örtlich verschiedenen, von der vorausgegangenen morphologischen Entwicklung gesetzten Formbedingungen zu suchen, d. h. in der Summe von Lagebeziehungen der ganzen Anlagen und ihrer Elemente, wozu die äussere Form, Grösse, Umgebung der ersteren und das besondere Gefüge der letzteren gehören“ (p. 562). Schliesslich wird auch diese Verallgemeinerung wieder weiter verallgemeinert. Die Principien, welche aus der Ontogenese eines Thieres abgeleitet wurden, werden zu Principien erhoben, die überhaupt die gesammte Entwicklung des Thierreichs, somit auch die Phylogenese beherrscht haben und beherrschen.

Von der hier skizzirten Auffassungsweise Götte's weicht die unsere in jeder Beziehung ab; schon der Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen ist ein anderer, indem wir auf Organismen zurückgehen, bei denen die Bildung von Geweben und Organen sich in ihren ersten Anfängen zeigt. Hier konnten wir wahrnehmen, dass bei den metazoen Thieren die histologische Differenzirung früher in's Leben tritt als die Bildung von Organen, d. h. als die Bildung von Theilen des Körpers, die in sich abgegliedert und abgegrenzt sind, um eine einheitliche Function zu erfüllen. Eine gleichmässige Verbreitung der Gewebsbestandtheile ist das Ursprüngliche; die Vereinigung derselben zu einem Organ das Secundäre. Wir haben uns weiter Vorstellungen vom Process der Organbildung zu machen gesucht, indem wir vergleichend die einzelnen Entwicklungsformen desselben Organs bei Nächstverwandten betrachteten und sind dabei zu dem Resultat gelangt, dass es die

Massenzunahme gleicher histologischer Bestandtheile an einem Ort ist, welche zur Organbildung führt. Anhäufung von Nervenfasern am Schirmrand erzeugt den Ringnerven der Craspedoten, Anhäufung von Muskelfasern den Ringmuskel des Mauerblatts und die longitudinalen Septenmuskeln der Actinien. Die Gründe, welche an bestimmten Stellen eine Anhäufung der Gewebselemente veranlassten, sind jedenfalls sehr verschiedenartiger Natur. Bei manchen Geweben wie z. B. den Geschlechtsorganen mag die Gunst der Ernährungsverhältnisse einen bedeutenden Einfluss besitzen, bei anderen wieder wie den Muskeln und Nerven die dem Gebrauch förderlichen localen Bedingungen. Wie im Allgemeinen ein Muskel durch Gebrauch an Masse zunimmt, so verdickt sich die entodermale Ringmuskulatur am oberen Ende des Mauerblattes, wo sie sich besonders häufig contrahirt um die Mundscheibe zu verdecken, und in gleicher Weise sammeln sich Nervenfasern da, wo zur Aufnahme von Sinnesempfindungen reichlich Gelegenheit geboten wird, wie am Schirmrand der Medusen und der Mundscheibe und den Tentakeln der Actinien.

Derartige Erscheinungen berechtigen uns wohl zum Schluss, dass die histologische Differenzirung nicht Folge, sondern Ursache der Organbildung ist, zwar nicht die einzige, aber immerhin eine der wichtigsten. So lange als die Zellen eines Organismus gleichartig sind, ist nur wenig Veranlassung vorhanden, dass die einzelnen Körpertheile sich ungleich entwickeln, erst wenn sie sich histologisch differenzirt haben, wenn ein Theil der Zellen zu Muskeln, ein anderer zu Nerven u. s. w. geworden ist, ist ein wirksamerer Hebel für eine ungleiche Entwicklung der Körperregionen gegeben, weil ein jedes Gewebe ein besonderes von seiner Function und seinen Ernährungsbedingungen abhängiges Wachsthum erhält.

Die hier erörterten Gesichtspunkte haben wir schon in einer früheren Arbeit benutzt, um das Auftreten des Mesoderms der Medusen zu erklären und haben wir dasselbe geradezu als das Product der histologischen Differenzirung des Ektoderms und Entoderms bezeichnet, ein Product, das an den verschiedensten Stellen des Körpers und in sehr verschiedener Weise sich gebildet habe. Wir haben diesen Satz dahin erläutert, dass die histologische Differenzirung die Vorbedingung sei und dass die stärkere Ausbildung der Gewebe die Veranlassung zu ihrem Uebertritt in das Mesoderm abgebe. Dasselbe lässt sich bei den Actinien nachweisen, wo uns Muskulatur und Geschlechtsorgane Beispiele lie-

fern, und auch bei den höheren Thieren wiederholen sich ähnliche Verhältnisse bei der Genese des Centralnervensystems und der Sinnesorgane.

Wie aus dem Gesagten leicht ersichtlich ist, laufen unsere Erörterungen darauf hinaus die Bildung des Mesoderms als einen nothwendigen durch die Grundlagen der thierischen Organisation bedingten Vorgang hinzustellen. Um diese Nothwendigkeit zu begründen, nehmen wir nicht eine Kraft zu Hilfe, die in den ersten Organismen schon enthalten die gesammte spätere Entwicklung gleichsam präformirt hatte, sondern gehen auf physiologische Vorgänge zurück, von deren beständiger Wirksamkeit wir uns jeder Zeit überzeugen können; wir nehmen an, dass der thierische Organismus sich von einem zweischichtigen zu einem dreischichtigen Wesen hat fortbilden müssen, weil er im Kampf um seine Existenzbedingungen zu einer stetigen Entfaltung und Ausübung seiner Functionen gezwungen war, wodurch eine Massenzunahme und grössere Differenzirung der functionirenden Elemente herbeigeführt wurde.

Durch alles dies wird es verständlich, wesshalb wir uns gegen die so weit verbreitete Auffassung erklärt haben, dass das Mesoderm aller Thiere homolog sein müsse. Denn jede nothwendig eintretende Entwicklung kann vielfach und unabhängig zu Stande gekommen sein, nur die besondere Form, in der sie sich vollzieht, kann zur Begründung von Homologien benutzt werden.

In ähnlicher Weise wie wir es hier bei der Erklärung der Mesodermbildung gethan haben, scheint es uns auch bei der Erörterung der Ursachen, welche die Verschiedenartigkeit von Entoderm und Ektoderm veranlasst haben, durchaus nothwendig physiologische Gesichtspunkte in Anwendung zu bringen. Daher betonen wir, dass beiden Körperschichten unmöglich ein feststehender, ihre histologische und organologische Weiterentwicklung im Voraus bestimmender Charakter gleich von Anfang an eingepflanzt worden sein kann, sondern dass derselbe sich allmählig und unter dem Einfluss der Existenzbedingungen entwickelt hat. Daraus folgt weiter, dass eine Ungleichheit zwischen Ektoderm und Entoderm nur in so weit bestehen kann, als sie durch die Verschiedenheit der Beziehungen zur Aussenwelt in's Leben gerufen wurde. Ist nun diese Verschiedenartigkeit so gross als man für gewöhnlich angenommen hat? Die verneinende Antwort auf diese Frage ist schon im Wesentlichen in den Erörterungen enthalten, mit welchen wir die Lehre von dem zwischen

den Keimblättern und der Gewebebildung bestehenden Causalnexus bekämpft haben und bei denen wir zu dem Resultat gekommen sind, dass keine einzige Gewebsform existirt, welche in ihrem Vorkommen auf eine der beiden primären Körperschichten beschränkt ist. Ein sprechendes Beispiel dafür, dass selbst bei verwandten und unter ähnlichen Bedingungen lebenden Formen Ektoderm und Entoderm in ganz verschiedener Weise auf den Einfluss der Aussenwelt reagiren, liefern uns die Zoantharien, bei denen der wichtigste Theil der Körpermuskulatur das eine Mal (bei den meisten Actinien) aus dem Entoderm, das andere Mal (beim Cerianthus) aus dem Ektoderm stammt. Man kann ja immerhin die alte Charakteristik des Entoderms und Ektoderms, beziehentlich Entoblasts und Ektoblasts, als der vegetativen und animalen Körperschichten oder Keimblätter beibehalten, doch sei damit fernerhin kein scharfer Gegensatz ausgedrückt, sondern nur der Gedanke angedeutet, dass die eine Zellenschicht vermöge ihrer Lagerung mehr auf die vegetativen, die andere mehr auf die animalen Functionen angewiesen ist. Und selbst dieser Satz, trotz seiner wenig bestimmten Fassung bedarf noch einer Einschränkung. Unter den animalen Organen sind es nur die Sinnesorgane, das Centralnervensystem und die peripheren sensiblen Nerven, für deren Entwicklung das Ektoderm günstigere Bedingungen gewährt. Dagegen lässt es sich nicht absehen, wesshalb die motorischen Nerven und die Muskulatur nicht ebenso gut im Entoderm ihren Mutterboden haben sollten, wie dies bei den Actinien auch in der That der Fall ist.

Und so können wir denn unsere Discussion beenden. Nach zwei Richtungen müssen die Ansprüche, die man vielfach an die Blättertheorie gestellt hat, eingeschränkt werden. Die Keimblätter — das lehren jetzt schon zahlreiche Thatsachen — sind weder organologische, noch sind es histologische Einheiten. Es ist nicht möglich, wenn man die Entwicklung eines Organs in einem Thierstamm kennt, dieses Resultat auf alle übrigen Thierstämme zu übertragen. Die gemeinsame Stammform, — Haeckel's Gastraea, — muss jedenfalls als eine organologisch und histologisch noch indifferente Urform angenommen werden und damit ist die Möglichkeit gegeben, dass unter den Descendenten die Gewebe nnd Organe sich in einer verschiedenen Weise differenzirt haben. Wie in der Systematik vom jetzigen Standpunkt der Entwicklungstheorie aus die am Anfang dieses Jahrhunderts herrschende Annahme einer ein-

reihigen Descendenz der Thiere sich als falsch herausgestellt hat, so geht es jetzt auch mit den Anschauungen der Forscher, welche auf der Keimblättertheorie fussend eine Homologie der Organe und Gewebe im ganzen Thierreich annehmen. Wie die Umbildungsfähigkeit der einzelnen Zellen, so ist auch die Umbildungsfähigkeit der Keimblätter eine sehr mannichfache und kann sich in der Hervorbringung von Organen und Geweben in der verschiedensten Weise bethätigen. Wie dies in den grösseren Thierabtheilungen geschieht, darüber können uns erst zahlreiche Detailuntersuchungen Aufklärung geben. Für jede einzelne Thierclasse haben wir klarzulegen, 1) wie sich die primären Bildungsschichten, Ektoblast und Entoblast, in die definitiven Schichten und Organe umwandeln und 2) wie sich die Zellen in den einzelnen Schichten histologisch differenzirt haben.

Literaturverzeichniss.

A. Literatur zum speciellen Theil.

1. Agassiz, A., On Arachnactis brachiolata, a species of floating Actinia found at Nahant, Massachusetts. Journ. of the Boston Soc. of Nat.-Hist. Vol. VII p. 525—531 1863 February.

2. Derselbe. Sur le développement des tentacules des Arachnactis et des Edwardsies. Archives de Zool. expér. et génér. T. II p. XXXVIII —XXXX. 1873.

3. Agassiz, Eliz. and A., Seaside-studies. 1871.

4. Agassiz, Louis, Lettre adressée à M. Alexandre de Humboldt, communiquée par M. Duvernoy (extrait). Comptes rendus. T. XXV p. 677—682. 1847.

5. Derselbe. Contributions to the Natural History of the United States. Vol. III.

5ª. Derselbe. Contributions etc. Vol. IV.

6. Allman, J. G., On the Homological Relations of the Coelenterata. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. XXVI. 1872. p. 459—467.

7. de Blainville, M., Article Zoophytes im Dictionnaire des Sciences Naturelles T. 60. 1830. (Auch besonders erschienen als Manuel d'actinologie.)

8. delle Chiaje, St., Brevi cenni sulle Attinie. Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. II. p. 228—240. Napoli 1825.

9. Claus, C., Bemerkungen über Ctenophoren und Medusen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XIV. p. 384—393. 1864.

10. Cobbold, T. Spencer, Observations on the Anatomy of Actinia. Annals and Magazine of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XI. p. 121—123.

11. Contarini, N., Trattato delle Attinie ed Osservazioni sopra alcune di esse viventi nei Contorni di Venezia. 1844.

12. Dana, James, Corals and Coral Islands. 1872.

13. Dana, James, Structure and Classification of Zoophytes. Philadelphia. 1846. (Citirt nach Hollard.)

14. Duchassing, P. et Michelotti, J., Mémoire sur les Coralliaires des Antilles. Memorie della reale Academia di Torino. Ser. II. T. XIX p. 279—365. 1860.

15. Duncan, P. M., On the nervous system of Actinia. Prt. I. Proceed. of the Roy. Soc. of London. Vol. XXII p. 263—276. 1874.

16. Erdl, Beiträge zur Anatomie der Actinien. Müller's Archiv 1842 p. 303—306.

17. Frey und Leuckart, Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere des Norddeutschen Meeres. 1847.

18. Gosse, Henry, Actinologia Britannica. A History of the British Sea Anemones and Corals. 1860.

19. Haacke, W., Zur Blastologie der Korallen. Jenaische Zeitschrift Bd. XIII. p. 269—320.

20. Haime, Jules, Mémoire sur le Cérianthe (Cerianthus membranaceus). Annales des Scienc. Nat. Zool. 4e Série. T. I p. 341—389. 1854.

21. v. Heider, A., Sagartia troglodytes Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsberichte der Kais. Acad. zu Wien, Math. naturw. Klasse Bd. 75. Abth. 1. p. 367—414. 1877.

22. Hollard, H., Monographie anatomique du genre Actinia de Linné, considéré comme type du groupe général des Polypes Zoanthaires (d'après les Act. senilis et equina). Annales des Scienc. Nat. Zool. 3. Sér. T. XV p. 257—291.

23. Kling, O., Muskelepithelien bei Anthozoën. Vorläufige Mittheilung. Morphologisches Jahrbuch Bd. IV p. 327. 1878.

24. Kölliker, A., Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere. 1841.

25. Derselbe, Icones histiologicae. II. Abth. Heft 1. 1865.

26. Korotneff, M. de, Organes des sens des Actinies. Archives de Zool. expér. et génér. T. V. p. 203—208. 1876.

27. Kowalevsky, A., Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten. Mit 8 Tafeln. Nachrichten der Kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntniss, der Anthropologie und Ethnographie. Moskau 1873. (Russisch.) Jahresbericht von Hofmann und Schwalbe. 1875. Bd. II.

28. Derselbe. Göttinger Nachrichten Jahrg. 1868 p. 154—159.

29. Lacaze Duthiers, H. de, Développement des Coralliaires. Premier mémoire. Actiniaires sans Polypier. Archives de Zool. expérim. et génér. T. I. p. 289—396. 1872.

30. Derselbe. Deuxième mémoire. Actiniaires à polypiers. Ebenda T. II p. 269—348. 1873.

31. Ludwig, H., Ueber das Rötteken'sche Auge der Actinien. Nachricht. der Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen. 1875. p. 491—500.

32. Milne Edwards, H., Histoire Naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. T. I. 1857.

33. Moebius, K. und Meyer A., Beschreibung der Edwardsia dodecimcirrata Sars aus der Kieler Bucht. Archiv f. Naturg. Jahrgang 29. Bd. I. p. 70—75.

34. Moseley, H. N., On new forms of Actiniaria dredged in the Deep Sea with a Description of certain Pelagic Surface swimming Species. Transactions of the Linnean Society. Zool. 2. Ser. Vol. I p. 295—305.

35. Quatrefages, A. de, Mémoire sur les Edwardsies, nouveau genre de la famille des Actinies. Annales des Scienc. Nat. Zool. 2e série. T. XVIII p. 65—109. 1842.

36. Rapp, W., Ueber die Polypen im Allgemeinen und die Actinien im Besonderen. Weimar 1829.

37. Derselbe. Untersuchungen über den Bau einiger Polypen des mittelländischen Meeres. Nova Acta Acad. Caes. Leopold. Carol. T. XIV p. 645—658. 1828.

38. Schneider und Rötteken, Ueber den Bau der Actinien und Corallen. Sitzungsberichte der oberhessischen Gesellschaft März 1871 (existirt nur als Separatabdruck, da die Sitzungsberichte für 1871 nicht erschienen sind), ferner Annals and Magaz. of Nat. Hist. 4. Ser. Vol. VII p. 437—441.

39. Schwalbe, G., Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. V p. 205—259.

40. Spix, Mémoire pour servir à l'histoire de l'asterie rouge, Asterias rubens Linné; de l'actinie coriacée, Actinia coriacea Cuv. et de l'alcyon exos. Annales du Museum d'histoire naturelle T. XIII p. 438—459. 1809.

41. Stoliczka, Ferd., On the Anatomy of Sagartia Schilleriana and Membranipora Bengalensis, a new Coral and a Bryozoon living in brackish water at Port Canning. Journal Asiat. Soc. Bengal. Vol. XXXVIII Prt. II p. 28—63. 1869.

42. Thorell, On der innre byggnaden of Actinia plumosa. Öfvers. kongl. vetenskaps-akad. Förhandl. XV. p. 7—25. (Citirt nach Leuckart's Bericht im Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 26. Bd. II. Literatur des Jahres 1859. p. 205.)

43. Wagner, R., Entdeckung männlicher Geschlechtstheile bei den Actinien. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 1. Bd. I p. 215—219. 1835.

44. Derselbe. Ueber männliche Medusen und Nachweisung doppelter Geschlechtsverhältnisse durch das ganze Thierreich. Froriep's neue Notizen. Bd. XII, p. 97—102. 1839.

45. Ehrenberg, G., Beiträge zur Kenntniss der Corallenthiere des rothen Meeres. Abhandlungen der Berliner Academie aus dem Jahre 1832. p. 225—380. 1834.

46. v. Heider, A., Cerianthus membranaceus Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsber. der K. Acad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. LXXIX. I. Abth. März-Heft. Jahrg. 1879.

47. Oscar Hertwig, Ueber das Nervensystem der Actinien. Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Medicin u. Naturwissenschaft. Jahrg. 1879. Sitzung vom 4. Juli.

48. Richard Hertwig, Ueber die Geschlechtsorgane der Actinien. Ebenda. Sitzung vom 1. August.

48a. Derselbe, Ueber die Geschlechtsorgane der Coelenteraten und ihre systematische Bedeutung. Ebenda. Sitzung vom 7. November.

B. Literatur zum Allgemeinen Theil.

49. Allman, On the anatomy and physiology of Cordylophora. Philosophical Transactions of the royal society of London. Vol. 143. 1853.

50. Angelo Andres, On a new genus and species of Zoanthina Malacodermata (Panceria spongiosa). Quarterly jour. of microsc. sciences. N. S. Vol. XVII.

51. v. Beneden, Ed., De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2me série T. XXXVII. N. 5. 1874.

52. Chun, Carl, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Habilitationsschrift. Leipzig 1878 auch erschienen in Abhandl. der Senckenberg. Gesellschaft. Bd. XI p. 181—230.

53. Derselbe, Die im Golf von Neapel erscheinenden Rippenquallen. Mittheilungen der zoolog. Station in Neapel. Bd. I, Heft 2, p. 180—218. 1878.

54. Derselbe, Histologische Bemerkungen über Rippenquallen. Zool. Anzeiger. Bd. II p. 329—332. 1879.

55. Clark, H. J., Prodromus of the History, Structure and Physiology of the order Lucernariae. Boston Journal of Nat. Hist. Vol. VII, p. 531—567. 1863.

56. Derselbe, Lucernaria, the Coenotype of Acalephae. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. IX, p. 47—54. 1865.

57. Derselbe, Lucernaria and their Allies. A Memoir on the Anatomy and Physiology of Haliclystus auricula and other Lucernarians, with a discussion of their relations to other Acalephae, to Beroids and Polypi. Smithsonian Contributions to Knowledge 1878.

58. Claus, Carl, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschr. der Wiener Academie, Math.nat. Cl. Bd. 38. Abth. 1. 1877.

59. Derselbe, Untersuchungen über Charybdea marsupialis. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. I, p. 221—276. 1878.

60. Derselbe, Ueber Halistemma Tergestinum nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden. Arbeiten aus dem zoologischen Institute zu Wien. Bd. I p. 1—56. 1878.

60[a]. Derselbe, Grundzüge der Zoologie. IV. Aufl. Bd. I. 1879.

61. Eimer, Th., Die Medusen, physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen 1879.

62. Goette, Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

62[a]. Haeckel, E., Generelle Morphologie. Bd. II. Berlin 1866.

62[b]. Derselbe, Arabische Korallen. Berlin 1875.

63. Derselbe, Die Kalkschwämme. Bd. I. Berlin 1872.

64. Derselbe, Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Classifikation des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. VIII. Jena 1874.

65. Derselbe, Nachträge zur Gastraeatheorie. Daselbst, Bd. XI.

66. Hertwig, Oscar, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Cellulose-Mantels der Tunicaten. Jenaische Zeitschrift f. Medicin und Naturwissenschaft. Bd. VII.

67. Hertwig, Oscar u. Richard, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, monographisch dargestellt. Leipzig 1878.

68[a]. Hertwig, Oscar u. Richard, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.

68[b]. Hertwig, Richard, Ueber Leptodiscus medusoides, eine neue den Noctilucen verwandte Flagellate. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI. 1877.

69. His, Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel 1866.

70. Huxley, On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1849.

71. Derselbe, Oceanic Hydrozoa. London 1859.

72. Derselbe, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Deutsche Ausgabe von W. Spengel. Leipzig 1878.

73. Kleinenberg, Hydra. Leipzig 1872.

74. Kling, O., Ueber Craterolophus Tethys. Ein Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Lucernarien. Morphologisches Jahrbuch. Bd. V. p. 141—166. 1879.

75. Koch, G. v., Anatomie der Orgelcoralle, (Tubipora Hemprichi Ehrbg.) Jena 1874.

76. Kölliker, A., Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. Abhandl. d. Senckenb. Naturf. Gesellschaft. Bd. VII u. VIII. 1872.

77. Derselbe, Icones histiologicae. II. Leipzig 1865.

78. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Auflage. Leipzig 1879.

79. Korotneff, A., Histologie de l'hydre et de la lucernaire. Archives de Zoologie expérimentale et générale. T. V. 1876.

80. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. VII. série. T. XVI. N. 12.

81. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Alcyoniden Sympodium coralloides und Clavularia crassa. Zoologischer Anzeiger. II. Jahrg. No. 38.

82. Lankester, E. Ray., On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals and on the origin of vascular and lymph systems. Annals and Magaz. of Nat. Hist. Ser. IV. Vol. XI. 1873. p. 321—338.

83. Derselbe, Notes on the embryology and classification of the animal kingdom; comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers. Quarterly Journ. of microsc. sciences. N. S. Vol. XVII. p. 399—454.

84. Leydig, Lehrbuch der Histologie 1857.

85. Moseley, On the structure and relations of the Alcyonarian Heliopora caerulea with some account of the anatomy of a species of Sarcophyton, notes on the structure of species of the genera Millepora, Pocillopora and Stylaster etc. Philosophical Transactions of the royal society Vol. 166 pt. I.

86. Schulze, F. E. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. V. Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 31 p. 262—295.

87. Derselbe, Untersuchungen etc. VII. Die Familie der Spongidae. Ebenda. Bd. 32 p. 593—660.

88. Derselbe, Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. 6 Tafeln. Leipzig 1871.

89. Derselbe, Ueber die Structur des Tunicatenmantels und sein Verhalten im polarisirten Lichte. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 12. 1863.

90. Schwalbe, G., Mikroskopische Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. Graefe und Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. Bd. I. Leipzig 1874.

91. Semper, C., Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien. Arbeiten aus dem zool. zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II p. 1—24.

92. Taschenberg, Otto, Anatomie, Histiologie und Systematik der Cylicozoa Leuckart, einer Ordnung der Hydrozoa. Inaugural-Dissertation. Halle 1877; auch erschienen in Zeitsch. f. d. ges. Naturwiss. f. Sachsen und Thüringen. Bd. 49.

93. Thompson, Allen, Address delivered at the Plymouth Meeting of the british association for the advancement of science. 1877.

94. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

Berichtigung.

Auf Seite 166 Zeile 1 u. 2 von unten ist anstatt „Forbes“ „Eschscholtz“ zu lesen.

Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

a Sinneszellen.
b Stützzellen.
c Nesselzellen. c^1 glatt erscheinende Nesselkapseln.
c^2 Nesselkapseln mit durchscheinendem Spiralfaden.
d Drüsenzellen. d^1 homogene Drüsenzellen.
d^2 körnige Drüsenzellen.
en Entoderm. *en'* parietales Epithel des Genitalsinus der Acraspeden.
en'' viscerales Epithel des Genitalsinus.
ek Ektoderm. *ek'* Ektoderm der Intergenitaltasche der Lucernarien.
f Flimmerstreifen der Mesenterialfilamente.
g Ganglienzellen.
gt Gastrogenitaltasche der Lucernarien.
h Hodenfollikel.
i Spermatozoen.
it Intergenitaltasche der Lucernarien.
k Spermatozoenmutterzellen.
l^1 inneres, l^2 äusseres } Septalstoma.
m Muskelfasern.
lm Longitudinalmuskel.
tm Transversalmuskel.
pm Parietalmuskel.
n Nervenschicht.
o Eizellen.
od Ausführgang der Geschlechtsorgane bei den Lucernarien.
p Fadenapparat der Eizelle.
r Ringmuskel.
rt Radialtasche der Lucernarien.
s Stützlamelle.
si Genitalsinus der Acraspeden und Lucernarien.
sp Septum zwischen den Radialtaschen der Lucernarien.
t Tentakel.
u Randsäckchen.
v Mesenterialfilament. *v'* Mesenterialtentakeln.
w Acontien.
x Schlundrinne.
y gelbe Zellen der Actinien.
z Richtungssepten.
Do dorsale Seite.
Ve ventrale Seite.
S Septum.
M Mauerblatt.

Alle Angaben über Vergrösserungen beziehen sich auf Zeiss'sche Systeme.

Tafel I.

Fig. 1. Larve von Actinia mesembryanthemum, bei welcher die ersten 8 Septen angedeutet sind. Copie nach Lacaze-Duthiers.

Fig. 2. Querschnitt durch Edwardsia tuberculata, schwach vergrössert. A. mit abgeschraubter Frontlinse. Oc. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch eine junge Adamsia diaphana, bei welcher das fünfte und sechste Septenpaar sich noch nicht mit dem Schlundrohr verbunden haben, schwach vergrössert. A. Oc. 1.

Fig. 4. Querschnitt durch eine noch etwas jüngere Adamsia, bei welcher das fünfte und sechste Septenpaar noch keine Muskelfasern erkennen lassen. A. Oc. 1.

Fig. 5. Optischer Durchschnitt durch eine Actinienlarve (Sp.?). Copie nach Kowalevsky.

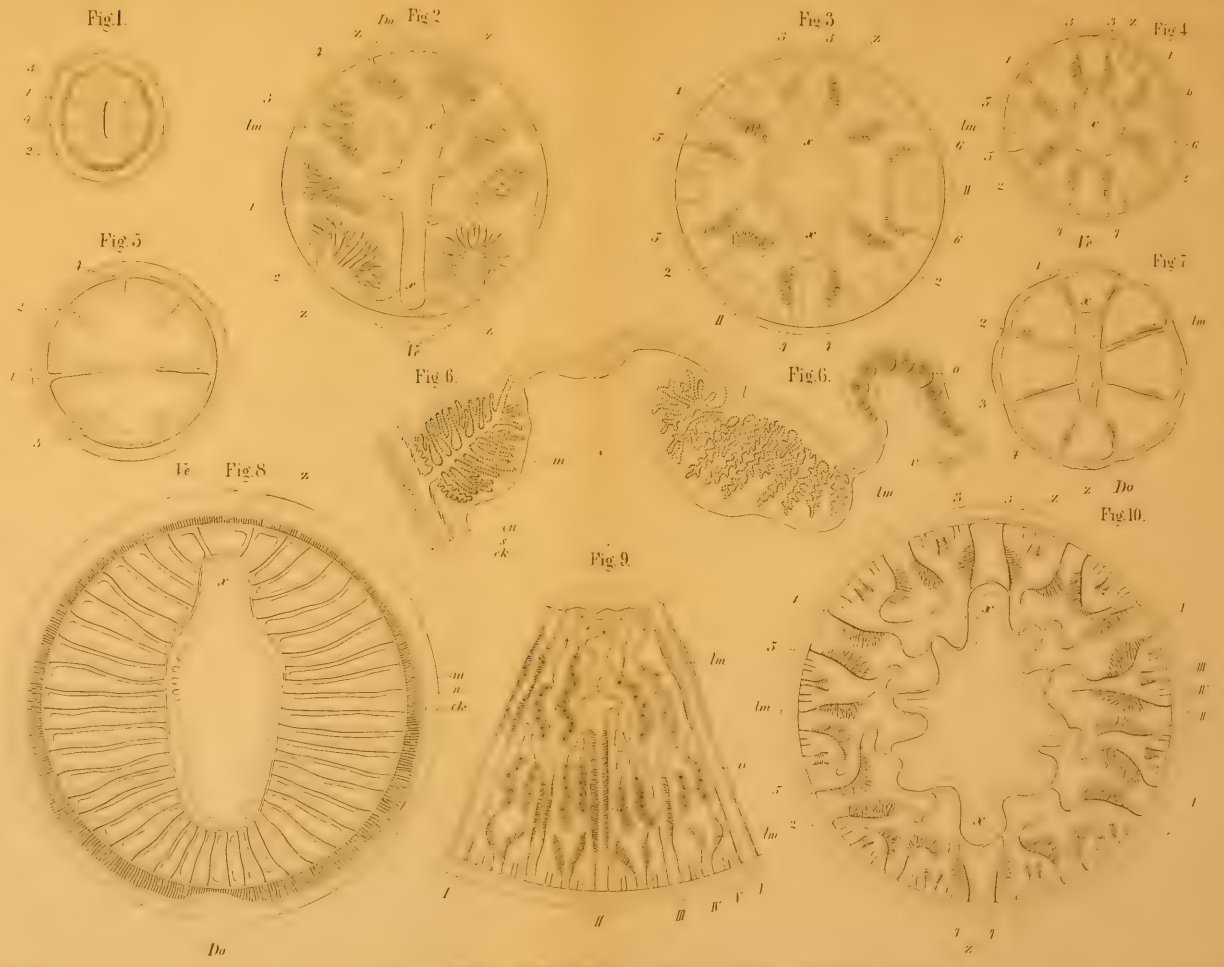
Fig. 6. Querschnitt durch ein Septum von Edwardsia tuberculata unterhalb des Schlundrohrs. C. Oc. 1.

Fig. 7. Querschnitt durch einen Polypen von Alcyonium, schwach vergrössert.

Fig. 8. Querschnitt durch Cerianthus solitarius, schwach vergrössert.

Fig. 9. Querschnitt durch den zwischen 2 Paaren von Hauptsepten gelegenen sechsten Theil von Sagartia parasitica.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Adamsia diaphana von mittlerer Grösse. Die 6 Paar Hauptsepten sind mit dem Magen verwachsen, schwach vergrössert. A. mit abgeschraubter Frontlinse. Oc. 2.



Verlag v. Gustav Fischer i. Jena.

Tafel II.

Fig. 1. Septum von Actinoloba Dianthus.

Fig. 2. Querschnitt durch die Septenbasis von Tealia crassicornis. A. Oc. 1.

Fig. 3. Septum von Anthea cereus.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Septum zweiter Ordnung von Adamsia diaphana. A. Oc. 1.

Fig. 5. Querschnitt durch das Ektoderm von Anthea cereus aus der Umgebung eines Randsäckchens. F. Oc. 1.

Fig. 6. Längsschnitt durch das Entoderm vom Tentakel der Tealia crassicornis. F. Oc. 1.

Fig. 7. Septum von Tealia crassicornis.

Fig. 8. Septum von Sagartia parasitica.

Fig. 9. Querschnitt durch den Ringmuskel von Tealia crassicornis. A. Oc. 1.

Fig. 10. Querschnitt durch ein Randsäckchen von Anthea cereus. C. Oc. 1.

Fig. 11. Stück eines Querschnitts durch den Ringmuskel von Actinoloba Dianthus. D. Oc. 1.

Fig. 12. Querschnitt durch den Tentakel von Tealia crassicornis. D. Oc. 1.

Fig. 13. Stück eines Längsschnittes durch das Randsäckchen von Anthea cereus. F. Oc. 1.

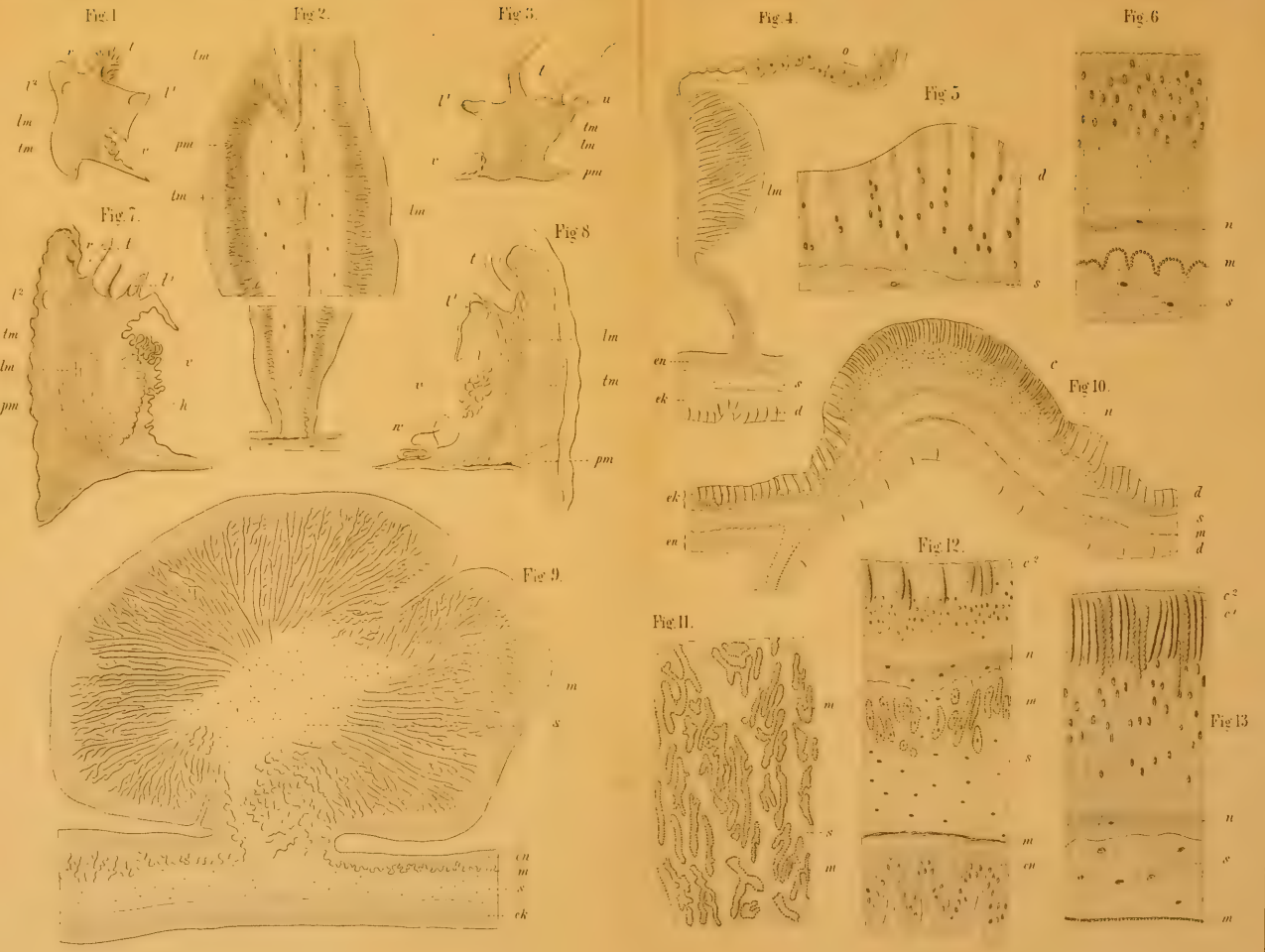


Fig. 1
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7.
Fig. 8
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13

Tafel III.

Alle Figuren mit Ausnahme der Fig. 5. 9. 11. 13. 14 beziehen sich auf Sagartia parasitica.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Ansatzstelle des Septum (*S*) an das Mauerblatt (*M*). C. Oc. 1.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Septum nahe seiner Befestigung. J. Oc. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Septum in einiger Entfernung von seiner Befestigung am Mauerblatt. F. Oc. 1.

Fig. 4. Querschnitt durch die Ansatzstelle eines Septum am Mauerblatt. C. Oc. 1.

Fig. 5. Querschnitt durch den Tentakel von Anthea cereus. F. Oc. 1.

Fig. 6. Querschnitt durch das Schlundrohr. F. Oc. 1.

Fig. 7. Querschnitt durch die Mundscheibe. J. Oc. 1.

Fig. 8. Querschnitt durch das Mauerblatt. F. Oc. 1.

Fig. 9. Isolationspräparate. 1. Stützzelle von der Fussscheibe von Anthea cinerea. 2. Stützzelle von der Fussscheibe von Adamsia. Fig. 3. Drüsenzelle vom Mauerblatt von Anthea cinerea. Fig. 4. Stützzellen von ebendaher. F. Oc. 2.

Fig. 10. Zwei durch eine Anastomose verbundene Ganglienzellen aus der Mundscheibe. F. Oc. 2.

Fig. 11. Tentakelepithel vom lebenden Thier (Anthea cinerea) im optischen Durchschnitt. J. Oc. 2.

Fig. 12. Ganglienzellen aus der Mundscheibe. F. Oc. 2.

Fig. 13. Entodermzellen aus dem Tentakel von Anthea cinerea (J. Oc. 2) mit parasitischen gelben Zellen. 2. getheilte gelbe Zelle.

Fig. 14. Geisselzelle (1) und Drüsenzellen (2 u. 3) aus dem Schlundrohr von Anthea cereus. J. Oc. 2.

Fig. 15. Drüsenzellen aus dem Schlundrohr. F. Oc. 2.

Fig. 16. Durch Zerzupfen isolirte Ganglienzelle aus der Mundscheibe. F. Oc. 2.

Fig. 17. Durchschnitt durch das Septum an seinem unteren Ende an der Fussscheibe. C. Oc. 2.

Fig. 18. Längsschnitt durch die entodermale Ringmuskulatur des Mauerblatts. F. Oc. 1.

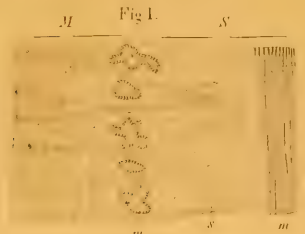


Fig 1.

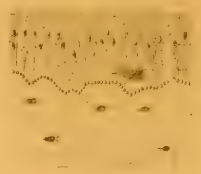


Fig 2.

Fig 3.

Fig 4.

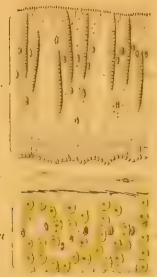


Fig 5

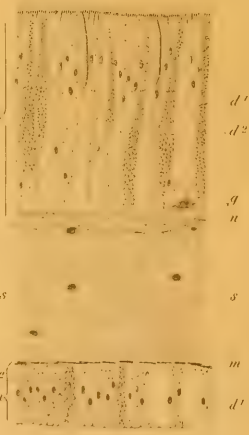


Fig 6

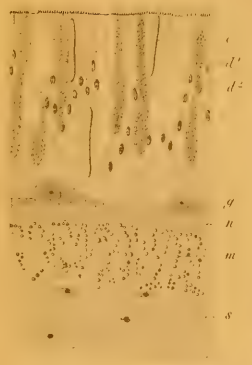


Fig 7.

Fig 8.

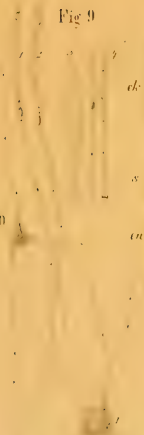


Fig 9

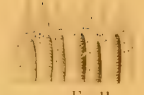


Fig 11

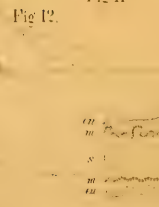


Fig 12.

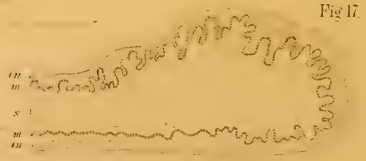


Fig 17.

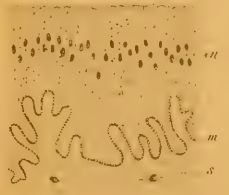


Fig 18

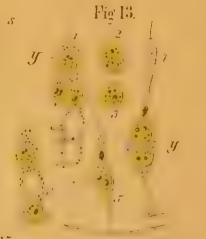


Fig 13.

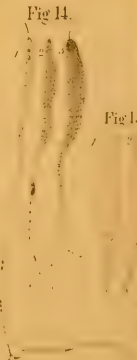


Fig 14.

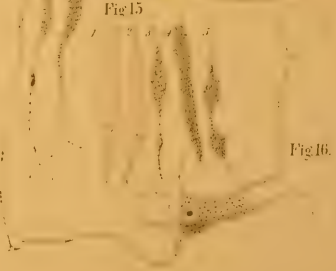


Fig 15

Fig 16.

Tafel IV.

Alle Figuren bei F. oder J. Oc. 2.

Fig. 1. Isolirte Sinneszellen und Stützzellen vom Tentakel von Anthea cereus.

Fig. 2. Ein abgesprengtes Epithelstück enthaltend Stützzellen, Sinneszellen und Nesselzellen vom Tentakel von Anthea cereus.

Fig. 3. Ein abgesprengtes Epithelstück bestehend aus 3 Stützzellen und 1 Sinneszelle vom Tentakel von Anthea cereus.

Fig. 4. Sinneszellen im Zusammenhang mit den Fasern der Nervenschicht isolirt vom Tentakel von Anthea cereus.

Fig. 5. Isolirte Stütz- und Nesselzellen vom Tentakel von Anthea cereus.

Fig. 6. Nervenschicht mit Ganglienzellen von der Mundscheibe von Anthea cereus durch Abpinseln des Epithels freigelegt.

Fig. 7. Dasselbe von Sagartia parasitica.

Fig. 8—11. Ganglienzellen aus dem Ektoderm der Mundscheibe von Anthea cereus (Fig. 8) und Sagartia parasitica (9—11).

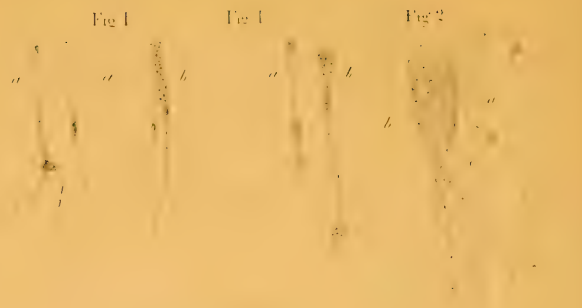


Fig 1
Fig 2

Fig 6
Fig 8
Fig 9
Fig 11

Fig 3
Fig 4
Fig 5

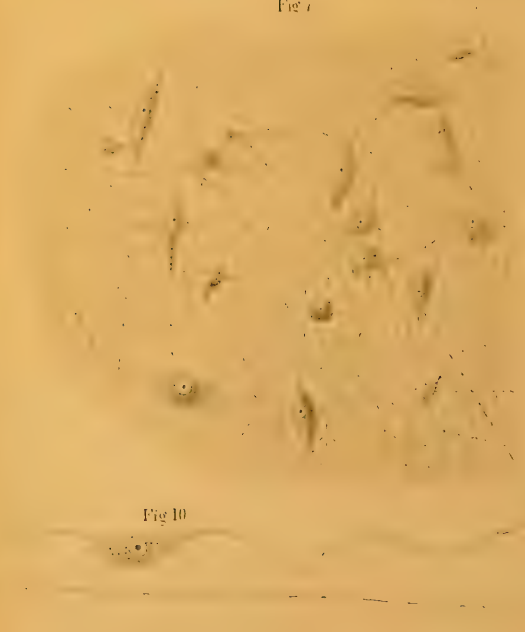


Fig 7
Fig 10

Tafel V.

Fig. 1. Bindesubstanz des Septum von Anthea cereus. F. Oc. 2.

Fig. 2. Bindesubstanz der Schlundrohrzipfel von Sagartia parasitica. F. Oc. 2.

Fig. 3. Stützlamelle des Tentakels von Anthea cereus; im oberen Theil die an das Entoderm grenzende Lage circulärer Fasern, im unteren Theil die an das Ektoderm grenzende Lage longitudinaler Fasern. F. Oc. 2.

Fig. 4. Isolirte Zellen des Flimmerstreifens aus dem Mesenterialfilament von Sagartia parasitica. J. Oc. 2.

Fig. 5. Längsschnitt durch den Flimmerstreifen von Sagartia parasitica. J. Oc. 2.

Fig. 6. Nesselkapseln, α mit deutlichem Spiralfaden, β mit undeutlichem Spiralfaden; eine Kapsel der letzteren Art mit ausgeschnelltem Faden. F. Oc. 2.

Fig. 7. Isolirte radiale Muskelfasern aus dem Ektoderm der Mundscheibe von Anthea cereus. F. Oc. 2.

Fig. 8. Isolirte Stützzellen aus dem Drüsenstreifen eines Mesenterialfilaments von Sagartia parasitica. J. Oc. 2.

Fig. 9. Isolirte Epithelzellen aus dem Flimmerstreifen eines Mesenterialfilaments von Sagartia parasitica. J. Oc. 2.

Fig. 10. Querschnitt durch das Mesenterialfilament von Sagartia parasitica in seinem oberen Verlauf. D. Oc. 1.

Fig. 11. Querschnitt durch ein Acontium von Sagartia parasitica. D. Oc. 1.

Fig. 12. Isolirte Epithelzellen und Nervenfasern aus einem Acontium von Sagartia parasitica. J. Oc. 2.

Fig. 13. Querschnitt durch ein Mesenterialfilament von Sagartia parasitica in seinem unteren Verlauf. D. Oc. 1.

Fig. 14. Querschnitt durch das Mesenterialfilament eines Nebenseptum von Sagartia parasitica. D. Oc. 1.

Fig. 15. Isolirte Epithelzellen und Nervenfasern aus dem Drüsenstreifen eines Mesenterialfilaments von Sagartia parasitica. J. Oc. 2.

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6.

Fig. 7

Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12.

Fig. 13

Fig. 14

Fig. 15

Tafel VI.

Alle Figuren bei J. Oc. 2.

Fig. 1 u. 5. Sinneszellen aus dem Epithel der Septen von Sagartia parasitica.

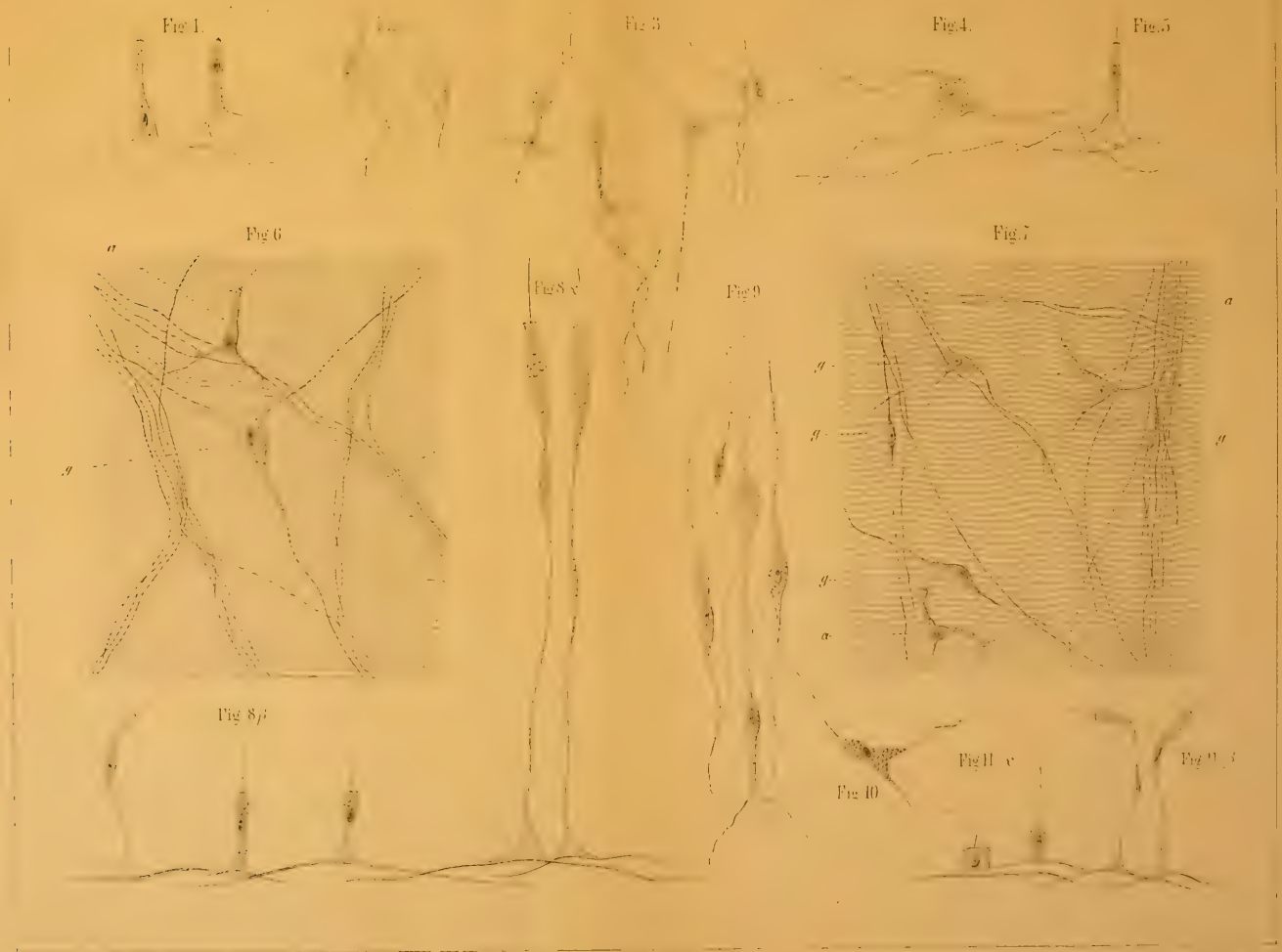
Fig. 2. Drüsenzellen ebendaher.

Fig. 3. 4. 9. 10. Ganglienzellen aus dem Epithel der Septen von Anthea cereus.

Fig. 6 u. 7. Muskellamelle des Septum von Anthea cereus mit darüber liegendem Nervenplexus, Ganglienzellen und Sinneszellen durch Pinseln freigelegt.

Fig. 8. Epithelmuskelzellen aus dem Septum von Sagartia parasitica.

Fig. 11. Epithelmuskelzellen aus der entodermalen Auskleidung der Tentakeln; α. von ausgestreckten Tentakeln, β. von verkürzten Tentakeln.



Hertwig del.

Verlag v Gustav Fischer

Tafel VII.

Alle Figuren beziehen sich auf Sagartia parasitica.

Fig. 1—3. Querschnitte durch das obere Ende des Ovarium; junge zum Theil noch im Epithel gelegene, zum Theil erst kürzlich von der Stützlamelle umwachsene Eizellen. J. Oc. 1.

Fig. 4 u. 5. Querschnitte durch Geschlechtssepten. Fig. 4 von einem weiblichen Thier ohne den Ursprung am Mauerblatt. Fig. 5 von einem männlichen Thier. A. Oc. 1.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Hodenfollikel. J. Oc. 1.

Fig. 7. Isolirte Zellen aus dem das Ovarium bedeckenden Epithel. J. Oc. 2.

Fig. 8. Querschnitt durch das obere Ende eines Ovarium; junge im Epithel liegende Eizellen; das Epithel nur bis zu $^2/_3$ seiner Höhe gezeichnet. J. Oc. 1.

Fig. 9 u. 10. Querschnitte durch das periphere Ende und den Fadenapparat grosser, nahezu reifer Eizellen. J. Oc. 1.

Fig. 11. Querschnitt durch einen jungen Hodenfollikel, J. Oc. 1.

Fig. 12. Querschnitt durch das Epithel am oberen Ende des männlichen Geschlechtsorgans; im Epithel kleine, als Anlagen der Spermatozoenmutterzellen zu deutende Zellen. J. Oc. 1.

Fig. 13. Querschnitt durch das periphere Ende und den Fadenapparat einer grösseren Eizelle. J. Oc. 1.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Falten eines männlichen Geschlechtsorgans. A. Oc. 1.

Fig. 1

Fig. 2.

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

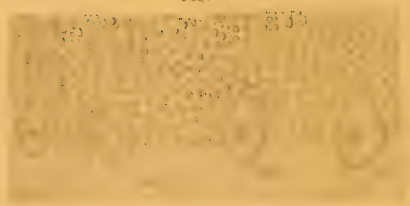


Fig. 8.

Fig. 11

Fig. 12

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 13

Tafel VIII.

Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. 2 u. 9 beziehen sich auf Cerianthus membranaceus.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Geschlechtslamelle. A. Oc. 2.

Fig. 2. Kleine Eizelle von einem noch jungen Thier. Cerianthus solitarius. F. Oc. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Mesenterialfilament. D. Oc. 2.

Fig. 4. Bewimperung der Tentakeloberfläche vom lebenden Thier. J. Oc. 2.

Fig. 5. Epithelmuskelzelle vom Entoderm eines contrahirten Tentakels. F. Oc. 2.

Fig. 6. Epithelmuskelzelle vom Entoderm eines ausgedehnten Tentakels. F. Oc. 2.

Fig. 7. Epithelmuskelzelle aus dem Ektoderm des Tentakels. F. Oc. 2.

Fig. 8. Entoderm vom Tentakel abgestreift. F. Oc. 2.

Fig. 9. Hodenfollikel von einem noch nicht geschlechtsreifen Thier. Cerianthus solitarius. F. Oc. 1.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Mesenterialfaden von Cerianthus membranaceus. D. Oc. 2.

Fig. 11. Querschnitt durch die Körperwand. D. Oc. 1. mz. Epithelmuskelzellen.

Fig. 12. Septum dicht unterhalb des Magens mit Geschlechtslamelle, Mesenterialfilament-Knäuel und Mesenterialfäden. Schwach vergrössert.

Fig. 13. Durchschnitt durch Hoden- und Eifollikel. D. Oc. 1.

Fig. 14. Isolirte Stütz- und Sinneszellen aus dem Ektoderm des Tentakels. F. Oc. 2.

Fig. 15. Durchschnitt durch die Mundscheibe. D. Oc. 1.

Fig. 16. Querschnitt durch das Schlundrohr. C. Oc. 1.

Tafel IX.

Fig. 1—6. Pelagia noctiluca.

Fig. 1. Querschnitt durch die Keimzone eines Ovarialbandes. J. Oc. 1.

Fig. 2 u. 3. Querschnitte durch die Keimzone einer männlichen Genitallamelle. J. Oc. 1.

Fig. 4. Flächenschnitt durch die Genitallamelle einer männlichen Pelagia. D. Oc. 2.

Fig. 5. Querschnitt durch den freien Rand einer Ovariallamelle. J. Oc. 1. Verkleinert.

Fig. 6. Querschnitt durch die Genitallamelle einer männlichen Pelagia; Anfang und Endtheil ist dargestellt, das dazwischen gelegene Stück weggelassen. D. Oc. 1.

Fig. 7—12. Craterolophus Thetys (Lucernaria Leuckarti).

Fig. 7. Stück eines der Subumbrella parallel geführten Längsschnitts durch das Ovarium. Vom Schnitt, der etwas schräg gefallen ist, sind zwei Oviducte in ihrer Verbindung mit dem zugehörigen Genitalsinus getroffen. Beide enthalten reife abgelöste Eier. C. Oc. 2.

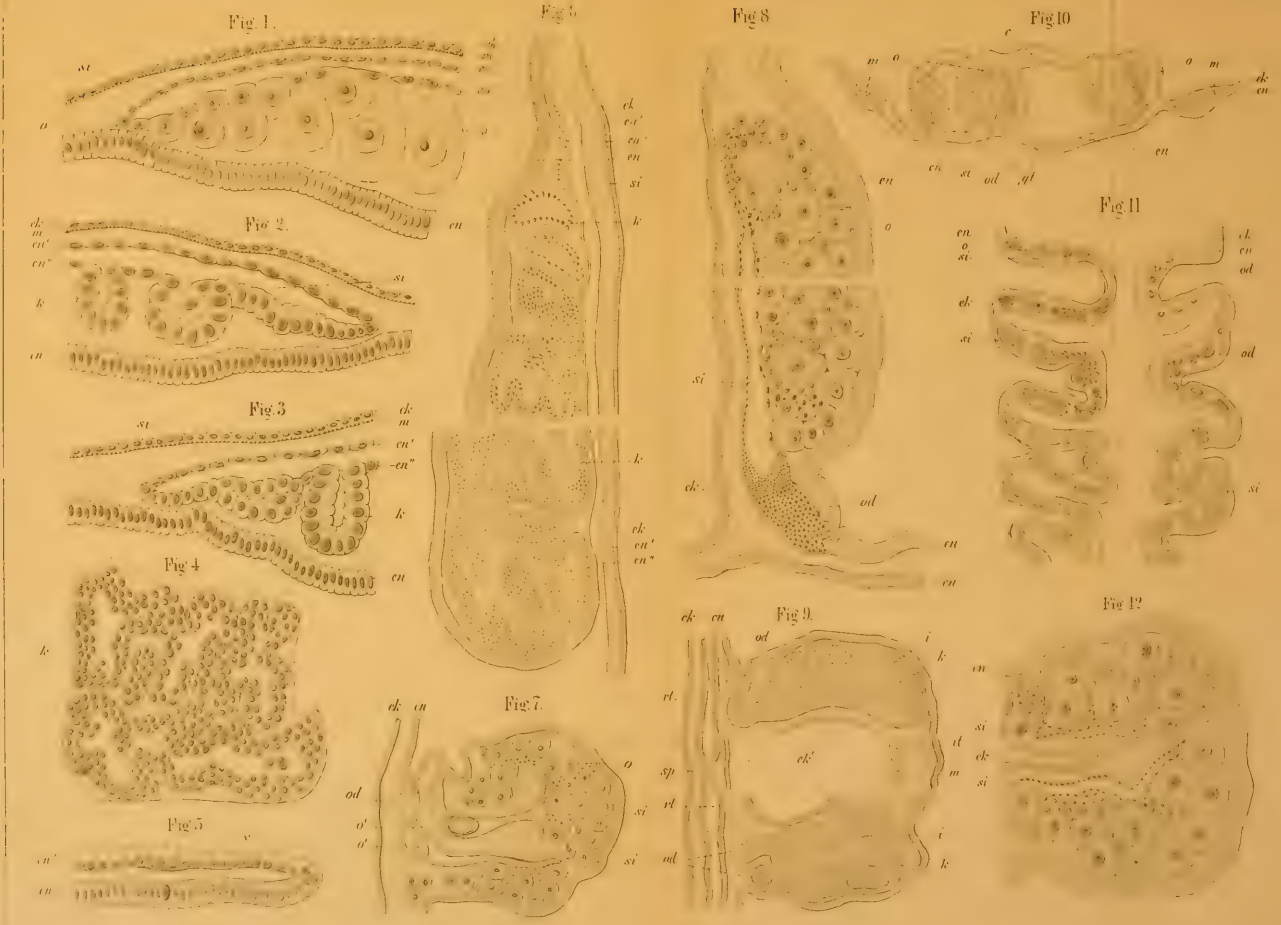
Fig. 8. Stück eines Querschnitts durch das Ovar; der Zusammenhang des Oviducts mit dem Genitalsinus sichtbar. D. Oc. 2.

Fig. 9. Querschnitt durch zwei gemeinsam ein Geschlechtsorgan bildende Hodenlamellen. Man sieht aussen nach links die Körperwand, dann zwei an einander grenzende, durch ein Septum von einander getrennte Radialtaschen, nach rechts vom Septum die Intergenitaltasche. Von der Wandung der Intergenitaltasche sind der Raumersparniss wegen Stücke weggelassen; die Art, wie die Epithelien in einander übergehen, ist durch punktirte Linien bezeichnet. Nach oben und unten von der Intergenitaltasche die Querschnitte der Hodenlamellen. Im oberen Schnitt ist der Zusammenhang des Ausführgangs mit dem Epithel der Gastrogenitaltasche und mit dem Genitalsinus zu sehen; auf dem unteren etwas schräg gefallenen Schnitt ein Ausführgang einer Hodendrüse und daneben der Ausführgang einer zweiten quer durchschnitten. Die Genitalsinus und die ansitzenden Hodenfollikel mit Spermatozoen erfüllt. Zur Orientirung sei noch bemerkt, dass nach oben und unten von den Hodenlamellen die Gastrogenitaltasche liegen würde, nach rechts der Magen, dessen Längsmuskulatur auf dem Querschnitt getroffen ist.

Fig. 10. Querschnitt durch das Ovar. A mit abgeschraubter Frontlinse Oc. 1. In der Mitte die Gastrogenitaltasche, links von ihr eine der seitlichen Aussackungen vom Querschnitt getroffen; zu beiden Seiten die quer durchschnittenen Längsmuskeln.

Fig. 11. Längsschnitt durch das Ovar, der Subumbrella parallel geführt. Die beiden Seiten sind verschiedenen Schnitten einer Schnittserie entnommen, die linke Seite stammt aus der Mitte der Schnittserie, die rechte aus dem Ende und stellt den Theil des Ovars dar, welcher sich an die Subumbrella setzt. Die Verdickung des Epithels rührt daher, dass dasselbe vom Schnitt schräg getroffen ist. Vergr. wie in Fig. 10.

Fig. 12. Stück eines Längsschnitts, stärker vergrössert. D. Oc. 2.



Hertwig del. Verlag v. Gustav Fischer i. Jena.

Tafel X.

Fig. 1. Querschnitt durch das Ovarium einer Charybdea marsupialis. D. Oc. 1.

Fig. 2. Querschnitt durch das Ovarium einer Pelagia noctiluca. Der Genitalsinus von Fäden durchsetzt, welche das parietale und viscerale Epithel verbinden. F. Oc. 1. etwas verkleinert.

Fig. 3. Ein nahezu reifes Ei aus einem Querschnitt durch das Ovarium von Pelagia noctiluca mit der Krone eigenthümlich modificirter Epithelzellen. F. Oc. 1 etwas verkleinert.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine im Mauerblatt befindliche, den Acontien Durchtritt gewährende Oeffnung von Sagartia parasitica. A. Oc. 1 um die Hälfte verkleinert.

Fig. 5. Ende eines Mesenterialfilaments und Anfang eines Acontium an der Basis eines Septum von Sagartia parasitica. A. mit abgeschraubter Frontlinse, Oc. 1 etwas verkleinert.

Fig. 6. Querschnitt durch das Ovarium von Pelagia noctiluca. Links sieht man nahe dem Ursprung eines Mesenterialfadens den Anfang der Ovarialfalte, rechts oben deren Ende, wo der Genitalsinus sich in das Lumen des Genitalsäckchens öffnet. A. Oc. 1.

Fig. 7. Genitalsäckchen einer Pelagia abgeschnitten, ausgebreitet und von innen betrachtet.

Fig. 8. Ein Stück der Genitalfalte etwa zweimal vergrössert; ebenfalls von Pelagia noctiluca.

Druck von Ed. Frommann in Jena.

Fig. 1

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

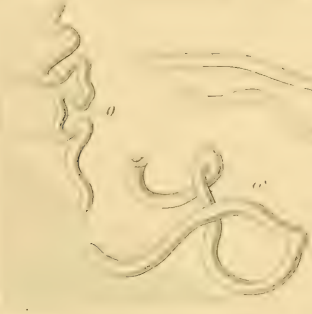
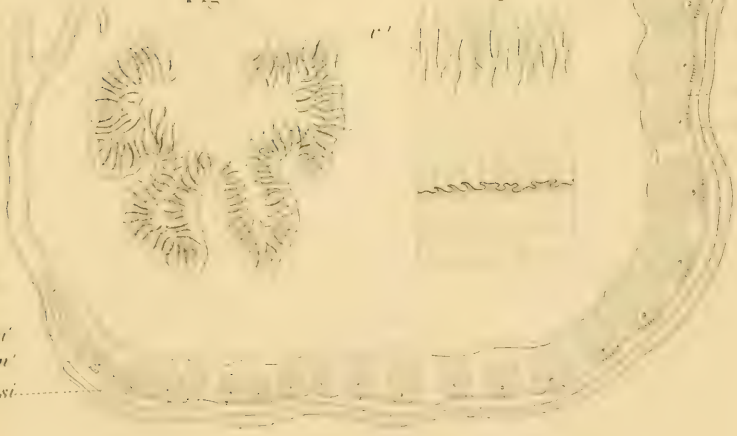


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.



Verl. v. Gustav Fischer in Jena.
lith v. G.C. Müller, Jena.

DIE

ACTINIEN

ANATOMISCH UND HISTOLOGISCH

MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG

DES NERVENMUSKELSYSTEMS

UNTERSUCHT

VON

Dr. OSCAR HERTWIG und **Dr. RICHARD HERTWIG,**

PROFESSOREN AN DER UNIVERSITÄT JENA.

MIT 10 TAFELN.

JENA,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

vormals Friedr. Mauke.

1879.

Verlag von Gustav Fischer vormals Fr. Mauke in

Das System der Medusen

von

Ernst Haeckel,

Professor an der Universität Jena.

Erster Band.

gr. 4°. Mit einem Atlas von 20 lithographischen Tafeln

Preis 60 Mark.

Der

Organismus der Medus

und seine Stellung zur Keimblättertheorie

von

Dr. Oscar Hertwig und Dr. Rich. Hertwig,

a. o. Professoren an der Universität Jena.

Mit 3 lithogr. Tafeln.

Preis 12 Mark.

Der Organismus der Radiolari

von

Dr. Richard Hertwig,

a. o. Professor an der Universität Jena.

Mit 10 lithographirten Tafeln gr. 4°.

Preis M. 25. —.

Die Anatomie der Gymnophior

von

Dr. Robert Wiedersheim,

Professor zu Freiburg i. Br.

Mit 9 Tafeln.

kl. 4. Preis: 25 Mark.

Druck von Ed. Frommann in Jena.